LANE MEDICAL LIBRARY STANFORD
2 45 0380 1458

LANE

MEDICAL LIBRARY

SEAL OF THE LELAND STANFORD JUNIOR UNIVERSITY
SEMPER VIRENS
1885

LEVI COOPER LANE FUND

Digitized by the Internet Archive
in 2025

https://archive.org/details/handbuchdernorma0015abet

HANDBUCH DER NORMALEN UND PATHOLOGISCHEN PHYSIOLOGIE

MIT BERÜCKSICHTIGUNG DER EXPERIMENTELLEN PHARMAKOLOGIE

HERAUSGEGEBEN VON

A. BETHE · G. v. BERGMANN
FRANKFURT A. M. BERLIN

G. EMBDEN · A. ELLINGER †
FRANKFURT A. M.

FÜNFZEHNTER BAND / ERSTE HÄLFTE

CORRELATIONEN I/1

(J. I. BEWEGUNG UND GLEICHGEWICHT
J. II/1. PHYSIOLOGIE DER KÖRPERLICHEN ARBEIT I)

BERLIN
VERLAG VON JULIUS SPRINGER
1930

BEWEGUNG UND GLEICHGEWICHT PHYSIOLOGIE DER KÖRPERLICHEN ARBEIT I

BEARBEITET VON

H. v. BRACKEN · W. v. BUDDENBROCK · R. DU BOIS-REYMOND
M. H. FISCHER · M. FLACK · K. GRAHE · H. HERXHEIMER
A. DE KLEIJN · A. E. KORNMÜLLER · R. MAGNUS † · E. SIMONSON
E. H. STARLING † · W. STEINHAUSEN · K. WACHHOLDER

MIT 293 ABBILDUNGEN

BERLIN
VERLAG VON JULIUS SPRINGER
1930

ALLE RECHTE, INSBESONDERE DAS DER ÜBERSETZUNG
IN FREMDE SPRACHEN, VORBEHALTEN.
COPYRIGHT 1930 BY JULIUS SPRINGER IN BERLIN.

Inhaltsverzeichnis.

Seite

Die Correlation (Integration) der Einzelfunktionen des Gesamtorganismus.
Von Professor Dr. Ernest H. Starling † - London 1
Einleitung 1
I. Stoffliche Integration 3
II. Chemische Correlationen 5
III. Nervöse Integration 12
IV. Die Integration nervöser und chemischer Correlationsmechanismen 21

Bewegung und Gleichgewicht (J. I.).

Haltung und Körperstellung.

Körperstellung, Gleichgewicht und Bewegung bei Säugern.
Von Professor Dr. R. Magnus † und Professor Dr. A. de Kleijn-Utrecht 29
Einleitung 29
I. Passive Körperstellungen 30
II. Aktive Körperstellungen 31
A. Statische Reflexe 31
1. Haltungsreflexe 32
a) Lokale Haltungsreflexe 32
b) Segmentale Haltungsreflexe 37
c) Intersegmentale Haltungsreflexe 38
d) Allgemeine Haltungsreflexe 39
2. Stellreflexe 41
3. Einfluß der Stellung auf die Bewegungen 44
B. Statokinetische Reflexe 46
1. Statokinetische Reflexe auf Stellungsänderungen eines Körperteiles . . 47
2. Statokinetische Reflexe auf Verschiebungen des Gesamtkörpers 47
3. Gleichgewichtsreaktionen 49
4. Statokinetische Lokomotionsreflexe 53
C. Einstellung der Sinnesorgane zur Umgebung 53

Haltung und Stellung bei Säugern. Von Professor Dr. R. Magnus † und Professor Dr. A. de Kleijn-Utrecht 55
I. Tonische Labyrinthreflexe auf die Körpermuskeln; tonische Halsreflexe auf die Körpermuskeln; Zusammenwirken beider 55
A. Tonische Labyrinthreflexe auf die Körpermuskeln 55
B. Tonische Halsreflexe auf die Körpermuskeln 55
C. Kombination von tonischen Hals- und Labyrinthreflexen auf die Körpermuskeln. Zusammenwirken beider 56
II. Kompensatorische Augenstellungen 59
A. Tonische Labyrinthreflexe auf die Augen 59
B. Tonische Halsreflexe auf die Augen 60
C. Kombination von tonischen Hals- und Labyrinthreflexen auf die Augen. Zusammenwirkung derselben 61
D. Zusammenwirkung der kompensatorischen Augenstellungen mit den kompensatorischen Augenbewegungen 63
E. Tonische Hals- und Labyrinthreflexe bei Tieren mit frontalstehenden Augen 64

Seite

III. Stellreflexe: Labyrinthstellreflexe, Körperstellreflexe auf den Kopf und auf den Körper, Halsstellreflexe. Optische Stellreflexe. Zusammenwirkung der Stellreflexe 65
A. Labyrinthstellreflexe 65
B. Körperstellreflexe auf den Kopf 66
C. Halsstellreflexe 66
D. Körperstellreflexe auf den Körper 67
E. Optische Stellreflexe 68
F. Zusammenwirkung der verschiedenen Stellreflexe und Zusammenwirkung von Haltungs- und Stellreflexen 69
IV. Folgen des Fortfalles einzelner Receptoren und Kompensation durch andere . 71
A. Die Folgen der einseitigen Labyrinthexstirpation 71
1. Reflexe, welche von dem intakten Labyrinth ausgehen 72
Tonische Labyrinthreflexe auf die Körpermuskulatur 72
Labyrinthstellreflexe auf den Kopf 72
Kompensatorische Augenstellungen 73
Wendung des Kopfes 73
Nystagmus der Augen und des Kopfes 74
Vorübergehender Tonusverlust der Extremitäten an der operierten Seite 74
2. Nichtlabyrinthäre sekundäre Reflexe nach einseitiger Labyrinthexstirpation. Reflexe infolge der Halsdrehung und Halswendung 76
3. Reizerscheinungen infolge der einseitigen Labyrinthektomie (Rollbewegungen) 77
4. Kompensationsvorgänge nach einseitiger Labyrinthexstirpation 78
B. Folgen der doppelseitigen Labyrinthexstirpation 80
C. Durchschneidung der obersten cervicalen Hinterwurzelpaare 82
D. Folgen der Ausschaltung der verschiedenen Stellreflexe 83
V. Die Lage der für die Körperstellung wichtigen Zentren 84

Körperhaltung und Körperstellungen bei wirbellosen Tieren.
Von Professor Dr. Wolfgang v. Buddenbrock-Kiel. Mit 10 Abbildungen 88

Körperstellung und Körperhaltung bei Fischen, Amphibien, Reptilien und Vögeln.
Von Professor Dr. Max H. Fischer-Prag/Tetschen. Mit 26 Abbildungen 97
I. Allgemeine Vorbemerkungen 98
II. Körperhaltung und Körperstellung 99
1. Unter rein physikalischen Bedingungen 99
2. Der Einfluß der einzelnen Receptoren auf die Körperhaltung und Körperstellung 101
A. Einfluß des Labyrinthes bzw. des Bogengangsapparates und der Otolithen 101
a) Reflexe der Lage oder Haltung (statische Reflexe) 101
α) Bei normalen Tieren 101
β) Nach einseitiger Labyrinth-, Bogengangs-, Otolithenentfernung . . 104
γ) Nach doppelseitiger Labyrinth-, Bogengangs- bzw. Otolithenentfernung 105
b) Dynamische Reflexe 106
α) Bei normalen Tieren 106
β) Nach einseitiger Labyrinth-, Bogengangs- bzw. Otolithenentfernung 108
γ) Nach doppelseitiger Labyrinth-, Bogengangs- bzw. Otolithenentfernung 108
c) Reflexe bei nichtadäquater Reizung des Labyrinthes 109
d) Körperhaltung nach einseitiger Labyrinthexstirpation 109
e) Bewegungsstörungen nach einseitiger Labyrinthexstirpation 112
f) Körperhaltung nach doppelseitiger Labyrinthexstirpation 112
g) Bewegungsstörungen nach doppelseitiger Labyrinthexstirpation . . . 114
B. Einfluß des Gesichtssinnes auf die Körperhaltung und Körperstellung . 115
a) Einfluß des Gesichtssinnes auf Haltung und Bewegung 115
b) Einfluß des Gesichtssinnes auf die Drehreflexe 119
C. Einfluß des Gehörsinnes auf die Körperhaltung 121
D. Einfluß der Receptoren der Haut und des Bewegungsapparates (Proprioceptoren) usw. auf die Körperhaltung und Körperstellung . . . 122
1. Einfluß von Hinterwurzeldurchschneidungen auf Haltung und Bewegung der Extremitäten 122
a) Durchschneidung der Hinterwurzeln eines Flügels bei Tauben . . 122
b) Durchschneidung der Hinterwurzeln beider Flügel bei Tauben . . 124

Seite
c) Durchschneidung der Hinterwurzeln eines Beines bei Tauben . . 125
d) Durchschneidung der Hinterwurzeln beider Beine bei Tauben . . 128
e) Kombinationen von Hinterwurzeldurchschneidungen der Flügel mit Labyrinthexstirpation bei Tauben 129
f) Kombinationen von Hinterwurzeldurchschneidungen der Beine mit Labyrinthexstirpation bei Tauben 129
α) Hinterwurzeldurchschneidung eines Beines und einseitige Labyrinthexstirpation 129
β) Hinterwurzeldurchschneidung eines Beines und doppelseitige Labyrinthexstirpation 130
2. Flügelreflexe bei Vögeln. 130
3. Von den Receptoren der Halsmuskulatur auf Stamm und Extremitäten ausgelöste Reflexe (Halsreflexe) 134
4. Der Einfluß der Receptoren der Haut auf die Körperstellung und Körperhaltung 135
E. Rheotaxis und Rheotropismus bei Fischen und Amphibien 136
F. Die Schwimmblase als Sinnesorgan 140
3. Die Rolle des Zentralnervensystems bei der Körperstellung und Körperhaltung 143
A. Das Verhalten von Rückenmarktieren. 143
B. Das Vorderhirn und die Körperstellung und Körperhaltung 144
C. Die Bedeutung des Zwischenhirns für die Körperstellung und Körperhaltung 145
D. Die Bedeutung des Mittelhirns für die Körperstellung und Körperhaltung 147
E. Die Bedeutung des Kleinhirns für die Körperstellung und Körperhaltung 151
F. Die Bedeutung des Nachhirns (Medulla oblongata) für die Körperstellung und Körperhaltung 153
4. Anhang. Die sog. tierische Hypnose und die Körperhaltung und Körperstellung 155
5. Schematisches Übersichtsbild über das Zusammenwirken der einzelnen Faktoren bei der Körperstellfunktion und der physiologischen Gleichgewichtserhaltung 156

Correlation der Bewegungen.

1. Ruhelagen, Gehen, Laufen, Springen.

Mechanik des menschlichen Körpers. (Ruhelagen, Gehen, Laufen, Springen.) Von Professor Dr. Wilhelm Steinhausen-Greifswald. Mit 74 Abbildungen 162
Allgemeine Aufgaben der Mechanik des menschlichen Körpers. 166
Spezielle funktionelle Anatomie. Aufbau und Massenverteilung des Menschen . . . 166
Die Methoden. Spezielle physiologische Mechanik 168
Rein theoretische Methoden 169
Gliedermechanik an Modellen 169
Berechnung der Kräfte aus der Beobachtung der Bewegungen 172
Photographische Aufnahmen des menschlichen Körpers in Bewegung 174
Untersuchungsergebnisse 182
Ruhelagen 183
Die Schwerkraft 183
Bestimmung der Lage der Schwerpunkte der einzelnen Körperglieder 185
Rechnerische Bestimmung der Lage des Gesamtschwerpunktes des Körpers. . 186
Ruhelagen des menschlichen Körpers bei Fehlen aktiver Muskelspannungen . 187
Ruhelagen des Körpers bei aktiver Muskelanspannung 189
Muskelkräfte und Gelenkspannungen 195
Allgemeine Mechanik der Ruhelagen mit Berücksichtigung der Anspannung der Muskeln und Bänder 195
Der aufrechte Stand 196
Aufrechter Stand mit Zusatzbelastungen 199
Andere Ruhelagen 200
Über den Gang des Menschen 200
Registrierung der Gangbewegung 201
Kinematik der Gangbewegungen 202
Dynamik der Schwerpunktsbewegung 207
Trägheitskraftvektoren in den Hauptphasen des Ganges 210
Bewegung der Beine 214

Seite
Kräfte bei der Bewegung der Beine 215
Über die Arbeitsleistung und den Wirkungsgrad der Muskeln beim Gang . . 216
Über den Lauf 220
Über den Sprung 228

Ortsbewegung der Säugetiere, Vögel, Reptilien und Amphibien.
Von Professor Dr. René du Bois-Reymond-Berlin. Mit 5 Abbildungen 236
Ortsbewegung der Tiere im allgemeinen 237
Die Antriebskraft 237
Bewegung auf der Tretbahn 237
Gehen und Laufen 237
Ortsbewegung der Vierfüßer 238
Vom Stehen und Gehen des Pferdes 238
Stehen des Pferdes. Gewichtsverteilung und Schwerpunkt 238
Der Rumpf des Pferdes als Brücke betrachtet 238
Die Beine als Stützen 239
Die Bewegungen der Beine beim Gehen. Die Bewegungsfreiheit 239
Die vorwärtstreibende Wirkung der Beine 240
Wechselgelenk 242
Das zeitliche Verhältnis der Beinbewegungen 242
Die Stützarbeit der Beine 243
Über die Art und Weise, wie im folgenden die Bewegung der Beine graphisch wiedergegeben ist 243
Die Gangarten des Pferdes 244
Unterscheidung von vier Gangarten 244
Vom Paßgang 245
Die Bewegungsform 245
Zeitverhältnisse und Spuren 246
Bestätigung durch Meßbilder 246
Vom Schritt 247
Die Bewegungsform 247
Zeitverhältnisse, Angehen und Spuren 248
Bestätigung durch Meßbilder 248
Vom Trab 249
Bewegungsform, Zeitverhältnisse und Spur 249
Abarten des Trabes 250
Bestätigung durch Meßbilder 251
Vom Galopp 252
Verschiedene Formen, Zeitverhältnisse und Spur 252
Bestätigung durch Meßbilder 254
Beziehungen der Gangarten untereinander 255
Übergang von einer Gangart zur anderen 255
Übergang vom Paß zum Schritt 256
Übergang vom Schritt zum Trab 257
Übergang vom Trab zum Galopp 258
Bemerkungen über das Angaloppieren und die Abarten des Galopps . 258
Über die Bewegungsweise anderer Säugetiere 259
Ortsbewegung der Säugetiere im allgemeinen 259
Gehen und Laufen 260
Gang auf zwei Beinen 260
Gang auf drei Beinen 260
Gehen der Vierfüßer 261
Schritt 261
Klettern 262
Laufen 262
Lauf auf zwei Beinen. Gang der Vierfüßer 262
Paß 262
Galopp 264
Stehen und Gehen der Vögel 266
Stehen der Vögel 266
Gehen und Laufen der Vögel 268
Ortsbewegung der Reptilien und Amphibien 269

Seite

Fortbewegung auf dem Boden bei Wirbellosen.
Von Professor Dr. Wolfgang v. Buddenbrock-Kiel. Mit 20 Abbildungen . . . 271

2. Schwimmen.

Vom Schwimmen der Menschen und der Wirbeltiere. Von Professor Dr. René du Bois-Reymond-Berlin . . . 294
Schwimmen der Tiere im allgemeinen . . . 294
Statische Bedingungen . . . 294
Die Schwimmbewegungen . . . 295
Schwimmen des Menschen . . . 297
Statische Bedingungen . . . 297
Die Schwimmbewegungen des Menschen . . . 297
Schwimmen der Säugetiere . . . 299
Schwimmen der Vögel . . . 300
Schwimmen der Reptilien und Amphibien . . . 301
Schwimmen der Fische . . . 302

Das Schwimmen der wirbellosen Tiere.
Von Professor Dr. Wolfgang v. Buddenbrock-Kiel. Mit 22 Abbildungen . . . 305

3. Fliegen.

Der Flug der Wirbeltiere. Von Professor Dr. Max H. Fischer-Prag/Tetschen. Mit 15 Abbildungen . . . 320
I. Vorbemerkungen . . . 320
II. Allgemeine aerodynamische Grundlagen . . . 321
III. Vogelflug . . . 325
1. Allgemeine anatomische Vorbemerkungen . . . 325
2. Spezieller Bau des Vogelflügels . . . 326
3. Spezielle aerodynamische Vorbemerkungen . . . 330
4. Für den Flug speziell in Betracht kommende biologische Eigenschaften der Vögel . . . 333
5. Die einzelnen Flugarten . . . 335
a) Der Gleitflug . . . 335
b) Der Segelflug oder Schwebeflug . . . 336
c) Der Ruderflug und verwandte Flugarten (Schwirrflug, Rüttelflug, Wellenflug) 339
6. Der Vogelzug oder die Wanderungen der Vögel . . . 344
IV. Fliegende Säuger . . . 346
1. Gleitflieger . . . 346
2. Flatterflieger, Fledermäuse . . . 346
V. Sogenannte fliegende Fische, Amphibien, Reptilien . . . 347

Der Flug der Insekten. Von Professor Dr. Wolfgang v. Buddenbrock-Kiel. Mit 10 Abbildungen . . . 348
Anatomische und biologische Vorbemerkungen . . . 349
Die Lage des Schwerpunktes . . . 352
Die Stellung der Flügel während des Fluges . . . 355
Das Steuern während des Fluges . . . 358
Vorbereitung zum Fluge . . . 359
Die Abhängigkeit des Fluges von Sinnesreizen . . . 360

Der Mensch im Flugzeug, seine Eignung zum Flugdienst und die funktionellen Störungen, die derselbe mit sich bringen kann. Von Martin Flack-London . . 362
Empfindungen beim Fliegen und Einwirkungen der Höhe . . . 367
Respiratorische Leistung . . . 375
Zirkulatorische Leistung . . . 376
Nervöse Leistung . . . 377

4. Bewegungsstörungen beim Menschen.

Störungen der Haltung und Bewegungen bei Labyrintherkrankungen. (Hauptergebnisse der neueren Untersuchungsmethoden, Zeigeversuche usw.) Von Professor Dr. Karl Grahe-Frankfurt a. M. . . . 382
Einleitung . . . 382
I. Die klinische Untersuchung des Vestibularapparates . . . 383
Spontansymptome . . . 383
Experimentelle Prüfung . . . 385

Seite

II. Störungen der Haltungs- und Bewegungsreaktionen bei peripheren Vestibularstörungen . . . 387
A. Doppelseitige Vestibularausschaltung . . . 387
B. Einseitiger Vestibularausfall . . . 390
C. Reizung und Lähmung des Labyrinthes . . . 394
1. Allgemeine periphere Funktionssteigerung (Reizung) des Labyrinthes . 396
2. Allgemeine periphere Funktionsherabsetzung (Lähmung) des Labyrinthes 398
D. Partielle Labyrinthstörungen . . . 400
1. Bogengangsstörungen . . . 401
a) Das Fistelsymptom . . . 401
b) Andere isolierte Bogengangsstörungen . . . 406
2. Otolithenerkrankungen . . . 406

Das Verhalten der Haltungs- und Bewegungsreaktionen (der Vestibularapparate) bei zentralen Erkrankungen (Medulla oblongata, Kleinhirn usw.) Von Professor Dr. Karl Grahe-Frankfurt a. M. . . . 411
Die zentralen Bahnen des Vestibularis . . . 411
I. Vestibularstamm . . . 413
A. Eigentliche Vestibularisstammerkrankungen und -tumoren. Symptomatologie . . . 414
B. Kleinhirnbrückenwinkeltumoren . . . 414
1. Schwindel . . . 414
2. Nystagmus . . . 415
3. Vorbeizeigen und Fall . . . 416
4. Lagestörung . . . 416
II. Medulla oblongata und Pons . . . 417
1. Nystagmus . . . 417
2. Vorbeizeigen und Fall . . . 419
III. Mittelhirn . . . 420
IV. Kleinhirn . . . 421
A. Reaktionen nach operativer Kleinhirnzerstörung . . . 422
B. Kleinhirnerkrankungen und -tumoren . . . 422
1. Schwindel . . . 422
2. Das Erbrechen . . . 423
3. Nystagmus . . . 423
4. Die tonischen Körperreaktionen . . . 428
a) Zeigestörung . . . 429
b) Fall und Gangstörung . . . 431
α) Fallreaktion . . . 432
β) Gangabweichung . . . 434
5. Lagereaktionen . . . 434
V. Schläfen- und Scheitellappen . . . 435
1. Nystagmus . . . 435
2. Die tonischen Körperreaktionen . . . 437
a) Vorbeizeigen . . . 437
b) Fallreaktion . . . 438
3. Lagereaktionen . . . 438
VI. Stirnhirn . . . 438
1. Zeige- und Fallstörungen . . . 438
2. Nystagmus . . . 440
3. Lagereaktionen . . . 441

Der Schwindel. Von Professor Dr. Max H. Fischer und Dr. A. E. Kornmüller-Prag/Tetschen. Mit 6 Abbildungen . . . 442
I. Vorbemerkungen . . . 443
II. Phänomenologie des Schwindels . . . 445
III. Einteilung des Schwindels . . . 452
IV. Experimenteller Schwindel . . . 453
1. Schwindel bei Vestibularisreizung (vestibulärer Schwindel) . . . 453
A. Rotationen mit zur Drehachse zentrisch eingestelltem fixierten Kopfe . 453
B. Rotationen mit freigegebenem und willkürlich bewegtem Kopfe . . . 462
C. Exzentrische Rotationen auf der Zentrifuge . . . 464

Seite
D. Geradlinige Bewegungen 465
E. Calorisationsmethode 466
F. Galvanisation 467
2. Optisch ausgelöster Schwindel 468
A. Optokinetischer Schwindel 468
B. Durch nichtbewegte Lichtreize ausgelöster Schwindel 475
3. Akustisch ausgelöster Schwindel 475
4. Andere Möglichkeiten, Schwindel zu erzeugen 476
V. Physiologie des Schwindels 477
VI. Klinik des Schwindels 483
Vorbemerkungen 483
Pathogenese 483
1. Schwindel bei Erkrankungen des Vestibularapparates 483
A. Exogen ausgelöste Schwindelanfälle 483
a) Schwindel bei und nach raschen Kopfbewegungen 483
b) Schwindelanfälle bei bestimmten Lagen des Kopfes im Raume . . 484
c) Schwindel bei mechanischen bzw. traumatischen Einwirkungen auf den Vestibularapparat 484
B. Sogenannter spontaner Schwindel 485
2. Schwindel bei lokalen Erkrankungen in der hinteren Schädelgrube, speziell des Kleinhirns 486
3. Großhirnschwindel 488
4. Schwindel bei sonstigen Erkrankungen des zentralen Nervensystems . . 488
5. Schwindel bei allgemeinen Zirkulationsstörungen 490
6. Schwindel bei inkretorischen Störungen 491
7. Schwindel bei Infektionskrankheiten 491
8. Schwindel bei Magen-Darmerkrankungen und Intoxikationen 491
9. Der Höhenschwindel 492
VII. Therapie des Schwindels 492

Die Seekrankheit. Von Professor Dr. Max H. Fischer-Prag/Tetschen. Mit 3 Abbildungen 495
I. Vorbemerkungen 495
II. Symptomenkomplex der Nausea 496
III. Formen der Schiffsbewegungen 498
IV. Experimentelle Nausea 500
1. Nauseasymptome bei experimenteller Vestibularisreizung 500
2. Nauseasymptome bei optokinetischer Reizung 506
V. Ursachen der Seekrankheit 508
VI. Die Eisenbahnkrankheit und Fliegerkrankheit 513
VII. Therapie der Nausea 514

Physiologie der körperlichen Arbeit (J. II.).

Arbeitsphysiologie. Von Privatdozent Dr. Ernst Simonson-Frankfurt a. M. Mit 36 Abbildungen 519
I. Einleitung. Aufgaben, Bedeutung und Methoden der Arbeitsphysiologie . . . 519
II. Technische Rationalisierung 523
III. Einfluß der industriellen Entwicklung auf die Gesundheit des Arbeiters . . . 527
IV. Arbeitsrationalisierung mittels der indirekten Methoden (Leistungskurven, Zeitverlust, Arbeitswechsel, Unfallrate) 536
Arbeitsergebnis 536
Arbeitsunterbrechungen 540
Verbrauch an Arbeitern 541
Unfallrate 542
V. Physiologische Arbeitsrationalisierung mittels der direkten Methoden 543
Rationalisierung von Arbeitselementen 547
Untersuchungen im Betriebe 554
Rationalisierung unter Berücksichtigung des Erholungsverlaufes 557
Rationalisierung mit Hilfe von Bewegungsstudien 559

Seite

VI. Physiologische Eignungswahl 560
Eignungsauswahl für vorwiegend muskuläre Arbeitstypen (schwerere Arbeit) 560
Eignungsauswahl mit Hilfe von Respirationsversuchen 568
Funktionstüchtigkeit einzelner Organsysteme 577
Physiologische Eignungswahl für leichtere körperliche Arbeit 579

VII. Körperstellung und Arbeit 580

VIII. Ermüdung und Erschöpfung 582

Die Arbeitsfähigkeit des Menschen in ihrer Abhängigkeit von der Funktionsweise des Muskel- und Nervensystems. Von Professor Dr. Kurt Wachholder-Breslau. Mit 11 Abbildungen 587

Einleitung: Die verschiedenen Arten der Arbeitsbeanspruchung 587

I. Statische oder Haltungsarbeit 590
1. Arbeitsmaximum 590
2. Arbeitsoptimum 592
3. Maximale Kraftentwicklung 594
4. Maximale Dauer 596
5. Möglichst gleichmäßige Spannungsentwicklung 602

II. Dynamische Arbeit 603
A. Arbeitsmaximum 603
1. Kurzdauernde Arbeitsleistung 603
a) Ausführung einer einzelnen Bewegung 603
b) Ausführung einer fortlaufenden, gebundenen Hin- und Herbewegung 609
2. Länger dauernde Arbeitsleistung 611
B. Arbeitsoptimum 619
1. Kurzdauernde, nicht zu völliger Ermüdungführende, einmalige Beanspruchung 619
a) Optimales Tempo der Bewegung 619
b) Gleichmäßig schnelle Bewegungsausführung 625
c) Optimale Belastung bzw. bewegte Masse 625
d) Optimale Form der Bewegung 626
e) Einfluß der Bewegungsweite 629
f) Vermeidung unnötiger Mitinnervationen 630
2. Länger dauernde Arbeitsleistungen 633
a) Maximale Kraftentwicklung 634
b) Maximale Dauer 635
c) Maximale Schnelligkeit 635

Die bestmögliche Erfüllung bestimmter qualitativer Geschicklichkeitsforderungen an die Bewegungsausführung 639

Psychologie der körperlichen Arbeit. Von Privatdozent Dr. Helmut v. Bracken-Braunschweig. Mit 17 Abbildungen 643

Einleitung 644
I. Arbeitsleistung 646
1. Methoden zur Erforschung der Arbeitsprozesse 646
2. Taylorsystem 649
3. Fließarbeit 651
4. Ermüdung, Arbeitszeitregelung 659
5. Arbeitsantriebe 665
6. Psychologische Berufskunde 671

II. Arbeitseignung 676
1. Eignungsfeststellung 676
2. Eignungsverbesserung 693

Die Dauerwirkung harter Muskelarbeit auf Organe und Funktionen (Trainingswirkungen). Von Privatdozent Dr. Herbert Herxheimer-Berlin. Mit 6 Abbildungen 699

I. Herzgröße 699
1. Einwirkung der Fragestellung 699
2. Methodik 699
3. Ergebnisse 702
4. Hypertrophie oder Dilation? 710
5. Prognose dieser Hypertrophie 711
6. Herzform 712

Seite
II. Pulsfrequenz 713
1. Verhalten der Pulsfrequenz in der Ruhe 713
2. Verhalten der Pulsfrequenz nach Arbeit 714
III. Elektrokardiogramm (Ekg) 715
IV. Blutdruck 716
1. Das Verhalten des Blutdrucks in der Ruhe 716
2. Das Verhalten des Blutdrucks nach Muskelarbeit 718
V. Blut 719
1. Morphologische Bestandteile 719
2. Chemische Bestandteile 720
VI. Stoffwechsel und Atmung 722
1. Der Gasstoffwechsel 722
2. Ernährungsstoffwechsel, Wasserwechsel u. a. 726
3. Atmungsapparat 727
VII. Die vegetative Umstellung 729
VIII. Das Wachstum 732
1. Muskulatur 732
2. Körperlänge 735
Anhang: Welthöchstleistungen nach dem Stande von 1929 735

Der Umsatz bei körperlicher Arbeit. Von Privatdozent Dr. Ernst Simonson-Frankfurt a. M. Mit 29 Abbildungen 738
Welche Vorgänge liegen dem erhöhten Umsatz bei körperlicher Arbeit zugrunde? 738
Erholung nach beendeter Arbeit 748
Methoden zur Bestimmung und Darstellung des Erholungsvermögens; Einzelheiten des Verlaufs des O_2-Verbrauchs nach beendeter Arbeit 751
Correlation zwischen den aus Sauerstoffverbrauch und Ventilation berechneten Restitutionskonstanten 759
Einfluß exogener und endogener Faktoren auf die Erholungsgeschwindigkeit 760
Einfluß vorangegangener Arbeit auf die Erholungsgeschwindigkeit 768
O_2-Aufnahme während körperlicher Arbeit 770
Einfluß des Arbeitstyps auf die Geschwindigkeit der O_2-Aufnahme während und nach der Arbeit 778
Grenze der körperlichen Leistungsfähigkeit 779
Ermüdung, Training 779
Training 784
Verbesserungen der Ausnutzung des mit der Ventilation herangeführten Sauerstoffs 786
Verbesserung des Kohlensäureausscheidungsvermögens 786
Erhöhung der Alkalireserve 788
Andere Vorgänge beim Training 788
Veränderungen des R.Q. während und nach der Arbeit 788
Art der bei der Arbeit verbrannten Nahrungsstoffe 792
Energieumsatz und Ventilation 802
Arbeitsgröße und Ventilation 809
Training und Arbeitsventilation 813
Wirkungsgrad bei körperlicher Arbeit 814
1. Zur Methodik der Bestimmung des Wirkungsgrades körperlicher Arbeit . 814
2. Die Johannsonsche Regel 818
3. Teilwirkungsgrade 823
4. Abhängigkeit des Wirkungsgrades von äußeren und inneren Faktoren . . 825
5. Energieverbrauch bei einzelnen Berufen 827
Energieverbrauch bei geistiger Arbeit 828
6. Statische Arbeit; Tonus 828

Die Correlation (Integration) der Einzelfunktionen des Gesamtorganismus.

Von

Ernest H. Starling †

London.

Einleitung.

Das Werden der Physiologie vollzog sich ähnlich wie die Entwickelung der systematischen Erkenntnis der Erscheinungen unserer Umwelt, die wir *Wissenschaft* nennen. Die ununterbrochene Reihe von Geschehnissen, die sich dem Einzelmenschen im Laufe seines Lebens darbietet, wird von ihm in Gruppen eingeteilt, die mit Ereignissen verknüpft werden und ihren Platz in der Zeit und im Raume erhalten. Diese Gruppen werden immer wieder zerlegt und analysiert, um die Bedingungen festzustellen, unter denen jedes Element der Gruppe eintritt. Mit der Einführung des Experimentes als Instrument der Erfahrung wird der Versuch gemacht, die verschiedenen Erfahrungen nach Belieben hervorzurufen, so daß durch gleichartige Wiederholung die Bedingungen des Eintritts jeder einzelnen Erscheinung genau bekannt werden und dadurch die Herrschaft über die Erscheinung selbst gewonnen wird. Diesem analytischen Prozeß muß dann ein solcher der Synthese folgen, so daß jedes Glied in jener ununterbrochenen Aufeinanderfolge der Geschehnisse, die das menschliche Leben bildet, auf ein oder mehrere vorangegangene Elemente bezogen werden kann und die Gesamtheit der Naturgeschehnisse so als Folge allgemeiner Gesetze erscheint. Man muß sich dabei vergegenwärtigen, daß sowohl „Gesetz" wie „Kausalität" anthropomorphe Ausdrucksformen für Aufeinanderfolgen von Geschehnissen sind, die nach unserer Erfahrung stets in gleicher Weise ablaufen.

Ehe es überhaupt eine Physiologie geben konnte, mußte eine gewisse Kenntnis vom Aufbau des menschlichen und des Tierkörpers gewonnen werden. Durch Zerlegung konnte der Körper in Organe von verschiedenem Aussehen und verschiedenem Bau aufgeteilt werden, und es war eine geistige Notwendigkeit, jedem dieser Organe seinen besonderen Anteil an dem Komplex der Erscheinungen, die das Tier als Ganzes darbietet, zuzuteilen. In dieser Aufteilung der Funktionen wurden große Fortschritte erzielt, sobald das Experiment an Stelle der Spekulation trat. Alle Teile aber übten wie im Cartesianischen System ihre Funktionen in Abhängigkeit von einer zentralen immateriellen Seele aus, welche später (wenigstens dem Namen nach) dem Prinzip der Vitalität Platz machte. Die Wirkung der Lehren Bichats und Virchows bestand in einer Verallgemeinerung dieses Vitalitätsprinzips, so daß die Funktionen des Gesamtorganismus zurückgeführt wurden auf die vitalen Eigenschaften seiner Elementar-

teile. Alle Zellen des Körpers sind hiernach mit Vitalität begabt, und das Leben des Individuums kann als Resultante und Summe der Tätigkeiten der dieses Individuum aufbauenden Teile angesehen werden.

Während des letzten Jahrhunderts war die physiologische Forschung eifrig damit beschäftigt, auf dem von den Begründern der Physiologie eingeschlagenen Pfade fortzuschreiten und jedem Teil des tierischen Mechanismus die ihm eigentümliche Funktion zuzuweisen. Viel Licht wurde auf dieses Problem durch die Untersuchung isolierter Organe geworfen. Die Hauptergebnisse der Muskelphysiologie wurden durch die Untersuchung des isolierten Froschmuskels gewonnen. Herz, Niere und überhaupt fast jedes Organ wurden in gleicher Weise nach ihrer Abtrennung vom übrigen Körper Gegenstand des Experiments. Diese Methode war in ihren Ergebnissen fruchtbar und ist vollberechtigt und notwendig zum Aufbau einer genauen Kenntnis der Bedingungen, die das Leben und die Lebensäußerungen des Gesamtorganismus bestimmen. Aber sie würde uns auf einen Irrweg führen, wenn wir vergessen würden, unsere Aufgabe durch eine nachfolgende Synthese zu vervollständigen.

Jedes pflanzliche und jedes tierische Einzelwesen nimmt seinen Ursprung aus einer einzelnen Zelle. Beim einzelligen Tier oder im Einzellenstadium höherer Tiere ist die Einheit des Organismus ohne weiteres einleuchtend. Da das Protoplasma, das die Zelle bildet, durchaus einheitlich ist, so ist es klar, daß nichts an *einem* Teil der Zelle geschehen kann, ohne daß mehr oder weniger alle anderen Teile in Mitleidenschaft gezogen werden. Aber diese so wesentliche Einheit der Funktion wird auch beibehalten, ja sogar oft noch stärker ausgebildet bei den höheren Tieren, wo die scheinbare Einfachheit des Baues einer Vielfältigkeit der Teile Platz gemacht hat. Wenn man die Lebensäußerungen irgendeines Organismus untersucht, so findet man, daß sie in so hohem Maße auf ein Ziel hin gerichtet sind, daß man für sie oft den Ausdruck „zweckmäßig" gebraucht. Der „Zweck", wenn wir dieses Wort gebrauchen wollen, ist auf jeden Fall die Erhaltung des Individuums, bis es die Fortpflanzung seiner Art vollendet hat. Wenn das Einzelwesen Teil einer hochorganisierten Gemeinschaft ist, so ist der Zweck, auf welchen alle Handlungen jedes Individuums gerichtet sind, die Erhaltung dieser Gesellschaft, damit so die Erhaltung der Art gewährleistet wird. Daher kommt es, daß, wenngleich alle Teile eines Tieres oder einer Pflanze am Leben des Organismus teilhaben, dieser Organismus mehr als eine Vereinigung getrennter Funktionen darstellt: er ist eine Arbeitsgemeinschaft, in welcher zwar jedes Organ und jede Zelle ihre Rolle spielen, bei der wirksamen Durchführung ihrer funktionellen Aufgaben aber von der Tätigkeit aller anderen Teile abhängig sind. Wenn wir daher die spezifische Funktion isolierter Organe oder ihre Bedingungen untersuchen, so erhalten wir nur eine lückenhafte Vorstellung von der Rolle, die das Organ unter normalen Verhältnissen spielt, weil seine Funktion von den Funktionen aller anderen Teile des Körpers abhängig und durch sie dauernd einem Wechsel unterworfen ist. Eine derartige Untersuchung fördert uns sicherlich in der Analyse der Erscheinungen, die ein Lebewesen darbietet, aber wir können nicht das Leben des Gesamtorganismus als einfache Summation des Lebens seiner einzelnen Teile auffassen. Die Analyse muß von der Synthese gefolgt sein: jedes Organ muß — in Wirklichkeit oder doch in unserer Vorstellung — nachdem seine Funktionen für sich untersucht sind, in seine normalen Beziehungen zu den anderen Organen zurückgebracht werden; nur so können wir feststellen, welche Rolle es bei den Lebensäußerungen des Gesamtorganismus spielt. Daher ist der erste und letzte Gegenstand unserer Forschung, das Kernproblem, das wir zu lösen haben, das der Integration, d. h. die Feststellung, wie und durch welchen Mechanismus die Funktionen aller Teile so miteinander

in Beziehung gebracht werden, daß sie zusammenarbeiten an den gemeinsamen Aufgaben des Gesamtorganismus.

Die Untersuchung der verschiedenen Funktionen und Organe des Körpers, deren Erörterung die voranstehenden Kapitel dieses Handbuches ausfüllt, hat die vielfältigen Wege klargelegt, auf denen die zahllosen Gewebe und Organe ihre Funktion den Bedingungen, unter denen sie sich befinden, anpassen. Die Hauptaufgabe der folgenden Kapitel ist, die Anpassung der Teile des Körpers aneinander zu erforschen, und damit aufzuklären, wie der Gesamtorganismus auf die äußeren Geschehnisse, die sich ihm darbieten, reagiert. An diesem Reaktionsmechanismus müssen sich alle Teile des Körpers beteiligen. Wie alle anderen Funktionen des Körpers, kann auch die Integration, die höchste von allen, der Analyse unterzogen werden. Es kann Klarheit gewonnen werden über die verschiedenen Umstände, von denen sie abhängt. Wenngleich ihrer Definition nach die Integration das Zusammenwirken *aller* Teile und Funktionen des Körpers umfaßt, so können wir doch zum Zwecke der Forschung und Beschreibung die verschiedenen Mechanismen, um die es sich handelt, analysieren und klassifizieren.

I. Stoffliche Integration.

Vor allem ist eine stoffliche Gemeinsamkeit zwischen allen Teilen vorhanden, so daß z. B. die für *einen* Teil zugängliche Nahrung auch für die *anderen* Teile zugänglich ist. Bei einzelligen Organismen werden die Nahrungsteilchen der Verdauung in Verdauungsvakuolen unterworfen, und die Produkte der Verdauung diffundieren in das umgebende Protoplasma. Hier scheint ebenso wie auch bei höheren Tieren die Hauptaufgabe des Verdauungsprozesses darin zu bestehen, die Nahrung in einen Zustand überzuführen, in dem sie gelöst wird und leicht durch die kolloiden Substrate der lebenden Zelle diffundieren kann. Bei allen Cölomtieren wird diese Gütergemeinschaft ermöglicht durch die Cölomflüssigkeit, mit dem Auftreten eines Blutgefäßsystems durch das zirkulierende Blut. Alle Zellen des Körpers leben auf diese Weise sozusagen an den Ufern eines Binnensees, aus dem sie ihre Nahrung aufnehmen und in den sie ihre Ausscheidungsprodukte entleeren. Dieser Vergleich hinkt freilich insofern, als er der wichtigen Tatsache nicht Rechnung trägt, daß alle Zellen, die in diese Innenflüssigkeit eintauchen, dauernd zusammenarbeiten, um die Zusammensetzung dieses Mediums so konstant wie möglich zu erhalten, so daß bei höheren Tieren z. B. das Blut unter allen Umständen in seiner Reaktion und Zusammensetzung nur wenig von einem Normalwert abweicht. Diese relative Konstanz der Zusammensetzung des gemeinsamen Mediums (d. h. des Blutes) erstreckt sich natürlich auch auf seine molekulare Konzentration. Jeder Anstieg des Salzgehaltes des Körpers, der dazu führen würde, seine molekulare Konzentration zu steigern, verursacht vermehrte Nierentätigkeit und Ausscheidung von Salzen. Vermehrung des Wassers, die die molekulare Konzentration erniedrigt, führt zur Ausscheidung stark verdünnten Harns. Überschüssiges Kochsalz tritt leicht in die Gewebe über und nimmt dabei eine gewisse Menge Blutwasser mit. Die geringfügige Veränderung der molekularen Konzentration des Gewebes, die auf diese Weise zustande kommt, führt Durst und vermehrte Wasseraufnahme herbei, wodurch Blut und Gewebe bis zur normalen Konzentration verdünnt werden.

Weiterhin wird der vom Körper aufgenommene Überschuß an Wasser und Salz durch die Nieren weggeschafft. Noch empfindlicher ist das Wechselspiel der verschiedenen Organe des Körpers bei der Erhaltung der normalen Blutreaktion: alle Körperzellen sind äußerst empfindlich gegen geringe Änderungen der H- und OH-Ionenkonzentration. Die meisten chemischen Vorgänge, die sich

im Stoffwechsel und im Zelleben abspielen, kommen dadurch zustande, daß das H-Ion, das OH-Ion oder beide Ionen von Bestandteilen der Zellen chemisch gebunden werden. Wir finden dementsprechend, daß eine Zusammenarbeit verschiedener Organe zur Ausgleichung der Blutreaktion besteht, an der mindestens die Lungen, die Nieren und die Leber beteiligt sind. Vor allem wird die Wirkung des Zusatzes von Säure oder Alkali zum Blute auf das denkbar kleinste Maß zurückgeführt durch die Anwesenheit von Puffersubstanzen, die sich sowohl im Plasma wie in den Körperchen finden. Der geringste Anstieg der H-Ionenkonzentration bewirkt vermehrte Tätigkeit des Atemzentrums und vermehrten Austritt von Kohlensäure aus dem Blute. Die Nieren scheiden einen an sauren Phosphaten relativ reicheren und dadurch stärker sauren Harn aus. Die Leber bildet Ammoniak aus den stets im Tierkörper vorhandenen Aminosäuren, und dieses Ammoniak verbindet sich mit sauren Valenzen und wird durch den Harn ausgeschieden. Zu gleicher Zeit findet ein Austausch von Säuren zwischen roten Blutkörperchen und Plasma statt, der ebenfalls dahin wirkt, die Gesamtänderung in der Reaktion so gering wie möglich zu gestalten. Es ist wahrscheinlich, daß auch andere Organe an diesem feinen Regulationsvorgang teilnehmen. Wenn alle diese Mechanismen nicht ausreichen, so sehen wir, daß eine ganz geringfügige Änderung der Blutreaktion nach der sauren oder alkalischen Seite hin tiefgreifende Störungen im Ablauf jener chemischen Vorgänge verursacht, die den Stoffwechsel ausmachen und von denen das Leben der Organismen abhängt.

In dieses Blut von nahezu konstanter Reaktion ergießen sich die Verdauungsprodukte, wobei der Verdauungsprozeß selbst das Ergebnis einer Reihe miteinander verknüpfter und aneinander angepaßter Funktionen der den Tractus intestinalis begrenzenden Zellen ist. Ihre Tätigkeit bedingt gleichzeitig die Tätigkeit anderer am Strome des Blutes gelegener Zellen, deren Funktion darin besteht, den Bestand des Blutes an Verdauungsprodukten so konstant wie möglich zu erhalten, so daß jede Körperzelle den kleinen Anteil an verfügbaren und assimilierbaren Nahrungsstoffen, der zur Befriedigung ihrer Bedürfnisse nötig ist, erhält. Die Untersuchung der Ernährung verschiedener Zellen zeigt, daß im allgemeinen die Nahrungsaufnahme sich richtet nicht nach der Menge verfügbarer Nahrung, sondern nach dem Nahrungsbedürfnis, d. h. nach dem Tätigkeitszustand, und demzufolge nach dem Grad der Verbrennung von Zellsubstanz. Im Falle der physiologischen Notwendigkeit, d. h. wenn es für den Bedarf des Organismus in seiner Gesamtheit erforderlich ist, kann vermehrtes Wachstum und vermehrte Nahrungsaufnahme bestimmten Zellen des Körpers durch die Wirkung von Substanzen übertragen werden, die aus weit entfernten Zellen kommen, aus Zellen, welche ihrerseits ursprünglich durch irgendein äußeres Ereignis oder eine Tätigkeit des Tieres in Funktion gesetzt wurden. Für gewöhnlich hingegen wechselt die Nahrungsaufnahme und das Wachstum einer Zelle mit ihrer eigenen Tätigkeit, so daß bei vermehrter Tätigkeit schließlich Hypertrophie des Gewebes eintritt. Aber diese Selbststeuerung der Zellernährung wird ihrerseits ein Mittel zur Zusammenfassung der Körperfunktionen und zur Aufspeicherung des stofflichen Kapitals des Körpers in ein gemeinsames Depot, aus dem es entsprechend den Bedürfnissen des Gesamtorganismus entnommen werden kann. In jeder Zelle spielen sich dauernd Assimilations- und Dissimilationsprozesse ab. Tritt vermehrte Tätigkeit ein, so bildet sich im ganzen ein Gleichgewicht zugunsten der Assimilation aus. So nehmen bei einem hungernden Tiere jene Teile des Körpers ab, deren Tätigkeit weniger lebenswichtig ist. Die Eiweißkörper, Kohlehydrate und Fette, aus denen sie zusammengesetzt sind, werden nach und nach mobilisiert und gelangen in den Blutstrom, aus dem sie durch andere Zellen aufgenommen werden, deren Funktionen lebenswichtiger sind, so daß diese

Zellen ihre Substanz und ihre Funktionsfähigkeit so lange wie irgend möglich erhalten. So leben, vom Standpunkte der Ernährung betrachtet, alle Elementarteile des Organismus in Gütergemeinschaft, wobei die Zuteilung der Güter durch die Bedürfnisse des Gesamtorganismus bestimmt wird und auf den Zweck seiner Erhaltung gerichtet ist.

Dieselbe Gütergemeinschaft gilt auch für die anderen stofflichen Bedürfnisse der Gewebe. Durch den Atmungsmechanismus — Lungen oder Kiemen — wird eine bestimmte Sauerstoffmenge ins Blut aufgenommen und von ihm in alle Gewebe befördert. Der Umfang der Oxydation wird aber nicht durch die Spannung des Gases im Blute bestimmt, sondern durch die Tätigkeit der Gewebszellen, welche bald 10%, bald 80% des Sauerstoffs aufnehmen können, der in dem sie umströmenden Blute enthalten ist. Dieser selbe Mechanismus befähigt die Zellen, sich des hauptsächlichsten Oxydationsproduktes, des Kohlendioxyds, zu entledigen. Auf dieselbe Weise geben die Zellen auch ihre löslichen Exkretstoffe, z. B. Harnstoff, in die gemeinsame zirkulierende Flüssigkeit ab, aus der sie durch die Nieren entfernt und in das das Tier umgebende Medium ausgeschieden werden.

Es ist klar, daß die Existenz eines gemeinsamen, alle Teile des Körpers umspülenden Mediums gelegentlich Gefahren birgt: Gifte, die an irgendeiner Stelle etwa durch bakterielle Infektion gebildet werden, werden allen anderen Stellen des Körpers zugeführt, so daß, wenn „*ein* Glied leidet, alle Glieder mit ihm leiden". Hier wird aber das Übel durch das Gute ausgeglichen, und in den meisten Fällen ruft eine solche allgemeine Ausbreitung einer lokalen Schädigung Allgemeinreaktionen hervor, die wirkungsvoller als irgendeine lokale Reaktion die Infektionsfolgen unschädlich machen und nicht nur den Organismus als Ganzes, sondern auch den zuerst infizierten Teil vor Zerstörung bewahren.

II. Chemische Correlationen.

Die Stoffzufuhr des Tierkörpers besteht aus Substanzen — Nahrungsstoffen und Sauerstoff —, welche als Quellen jener Energie dienen, die sich in den verschiedenartigen Funktionen des Körpers und seiner Teile äußert. Durch den Verdauungstraktus werden die Nahrungssubstanzen so vorbereitet, wie es notwendig ist, um sie für den Transport zu allen Teilen des Körpers durch das gemeinsame Medium, das Blut, geeignet zu machen. Diese Flüssigkeit ist auch Träger des durch die Atmungsorgane aufgenommenen Sauerstoffs, so daß jede Zelle Nahrung und Sauerstoff, die für den Energiebedarf notwendig sind, zu ihrer Verfügung hat, ebenso wie das Material, dessen sie zum Wachstum und zum Ersatz von Verlusten bedarf. Es ist ein Gemeinplatz, daß in diesem Assimilationsprozeß kein lebender Organismus alleine steht oder sich selbst genügt. Die Tierwelt ist von dem Dasein grüner Pflanzen abhängig, sowohl für die Versorgung mit Nahrungsstoffen wie zur Erhaltung des atmosphärischen Sauerstoffs auf bestimmter Höhe. Nur die grünen Teile der Pflanzen besitzen die Fähigkeit, die Energie der Sonnenstrahlen zur Assimilation des Kohlenstoffs und zum Aufbau der verschiedenen Bestandteile der tierischen Nahrung aus Kohlensäure und Ammoniak auszunutzen. Aber die Pflanzen selbst haben einen Boden nötig, der das Produkt langer Perioden der Vorbereitung durch niedere Organismen ist. Der Kulturboden ist der Sitz einer endlosen Reihe von chemischen und physikalischen Vorgängen, verursacht durch Mikroorganismen, die den Boden aufschließen und ihn mit Ammoniak und Nitrit anreichern, indem der molekulare, nicht assimilierbare Stickstoff der Atmosphäre durch die Tätigkeit verschiedener Arten von Mikroorganismen in die gebundene Form übergeführt wird. Gleichzeitig werden sowohl die Exkrete wie die Kadaver der Tiere auf

dieselbe Weise zu einfacheren Substanzen abgebaut und so als Nahrung für die Tierwelt verwertbar. So stellt die Gesamtheit des Lebens eine ungeheure Tischgenossenschaft dar, wobei der gemeinsame Tisch die wenige Fuß oder Zoll tiefe Bodenschicht ist, die die Ebenen und die Täler der Erdoberfläche bedeckt. Diese Tischgenossenschaft kann intim und fein eingestellt sein, wie z. B. in der Vergesellschaftung stickstoffixierender Bakterien mit den Geweben höherer Pflanzen, so wie man sie an den Wurzelknötchen vieler Leguminosen findet oder in der Verbindung von Algen mit Pilzen, die für die weit verbreitete Klasse der Flechten charakteristisch ist, welche eine so große Rolle in der ersten Vorbereitung des jungfräulichen Felsens spielt und so zum Unterhalt höherer Lebensformen dient.

Die Mitarbeit der Pflanze am tierischen Leben erschöpft sich nicht in der Herstellung der Nahrungsstoffe wie Eiweiß, Fett und Kohlehydrate, die dem Tierkörper als Energiequellen, als Material für sein Wachstum und als Ersatz von Verlusten dienen. Eine Diät, die nur diese Nahrungsstoffe in den notwendigen Mengen sowie die geeigneten Salze und Wasser enthält, ist ungenügend zur Erhaltung des Lebens. Bei einem allein mit diesen Stoffen ernährten Tiere hört das Wachstum auf, schwere Ernährungsstörungen treten ein, und schließlich stirbt das Tier. Außer diesen Nahrungsstoffen sind — oft in unendlich kleinen Mengen — gewisse andere Substanzen notwendig, die den Namen *Vitamine* erhalten haben. Von derartigen Vitaminen konnten bisher zum mindesten drei unterschieden werden, nicht durch chemische Isolierung, sondern durch ihre Wirkungen. Sie alle kommen in grünen Pflanzen vor, und es ist zweifelhaft, ob überhaupt eins von ihnen im Organismus höherer Tiere aufgebaut werden kann. So wird das A-Vitamin, das im Fett löslich ist, dem Tier entweder mit dem Grünfutter zugeführt oder mit dem Fett von Tieren, welche ihrerseits mit Grünfutter ernährt wurden. Wenn dieses Vitamin in der Nahrung fehlt, so hört das Wachstum auf, und es können Ernährungskrankheiten wie Rachitis bei den Tieren auftreten. Es ist möglich, sogar wahrscheinlich, daß zwei Substanzen in dieser Definition einbegriffen sind und daß die wachstumsfördernde Substanz nicht identisch mit jener ist, die die Entwicklung der Rachitis verhindert. Das B-Vitamin, welches gewöhnlich in den äußeren Hüllen von Getreidekörnern, in der Hefe und verschiedenen anderen Nahrungsstoffen vorkommt, ist ebenfalls für die normale Ernährung notwendig. Beim Menschen ist Beri-Beri die Folge seiner Abwesenheit in der Nahrung. Die Wirkung der Abwesenheit des dritten, des C-Vitamins, war seit hunderten von Jahren als Skorbut bekannt, und die Heilwirkung frischer Pflanzennahrung bei diesem Krankheitszustand ist schon längst empirisch festgestellt.

Diese Substanzen sind in so geringen Mengen wirksam, daß sie unmöglich vermöge des Brennwertes, den sie dem Körper zuführen, wirksam sein können. Sie sind keine Fermente, da sie für einige Zeit der Temperatur des kochenden Wassers widerstehen, wenn auch längerer Aufenthalt bei dieser Temperatur ihre Zerstörung verursacht. Sie scheinen bei gewissen lebenswichtigen Phasen der Zellernährung im Körper einen Reiz auszuüben. In welcher Weise sie ihre Wirkung ausüben, darüber haben wir keine hinreichenden Vorstellungen. Sie können vielleicht mit Arzneimitteln verglichen werden, wenngleich wir kein Beispiel einer Arznei kennen, die ähnliche Änderungen im Wachstum und in der Ernährung hervorruft, wie die Vitamine.

Wohl kennen wir gewisse Substanzen, z. B. Arsenik, Phosphor und eine Reihe organischer Vergbindungen, die tiefgreifende Veränderungen in der Ernährung der verschiedenen Zellen des Organismus bewirken können, aber diese Veränderungen sind in der Regel verderblich und führen schließlich den Tod des Tieres herbei. Wir kennen ferner gewisse andere Substanzen, die auch diffusibel und

kochbeständig sind und in ganz geringen Mengen die Fermenttätigkeit fördern; sie werden deswegen als *Kofermente* bezeichnet. Diese Analogie hilft uns aber nicht viel weiter, weil wir keine Vorstellung von der Wirkungsart der Kofermente haben. Möglicherweise wirken sie ähnlich wie die Fermente selbst als Katalysatoren bestimmter wichtiger chemischer Vorgänge, die sich innerhalb jener Folge von Stoffwandlungen abspielen, die das Leben der Zelle ausmachen. Solange wir nicht weiter in ihre chemische Zusammensetzung eingedrungen sind und ihren Wirkungsmechanismus in der Zelle nicht genau kennen, hat es nicht viel Wert, Spekulationen über diesen Wirkungsmechanismus anzustellen.

Doch ist es in diesem Zusammenhang sicherlich nicht unwichtig, daß Stoffe ganz ähnlicher Art unentbehrlich sind für den inneren Verkehr im Organismus, wobei sie einen *Consensus partium* zustande bringen: jene Wechselbeziehungen zwischen den Funktionen der verschiedenen Teile des Körpers, welche das Wesen der Integration dieser Einzelfunktionen ausmacht. Hierbei sind alle Einzelfunktionen auf das eine Ziel des Gesamtorganismus eingestellt: sich am Leben zu erhalten und sich fortzupflanzen. Gleich den Vitaminen wirken sie in unendlich kleinen Mengen und werden allen Teilen des Körpers durch das gemeinsame strömende Medium, das Blut, zugeführt. Allerdings spielen sie wahrscheinlich schon in einem sehr frühen Entwicklungsstadium eine wichtige Rolle, ehe überhaupt ein Zirkulationsapparat vorhanden ist. Man hat diese chemischen Boten als Hormone bezeichnet (nach dem Griechischen *ὅρμων* von *ὁρμαω* = ich errege). Die wichtigsten Charakteristika dieser Substanzen, wie sie von Bayliss und mir 1904 definiert worden sind, sind ihr spezifischer Charakter, ihre Bildung durch bestimmte Körperzellen und ihre Funktion als *chemische Boten*. So bilden sie ein besonderes Mittel der chemischen Correlation oder Integration. Wenn infolge der Zufuhr von Eiweißnahrung oder als Produkt des Zellstoffwechsels Harnstoff in größerer Menge gebildet wird, so steigt seine Ausscheidung durch die Nieren entsprechend der gesteigerten Bildung an, so daß man sagen kann, daß der Harnstoff einen Sekretionsreiz auf die Niere ausübt. In gleicher Weise erregt das bei der Muskeltätigkeit entstehende Kohlendioxyd, wenn es in den Blutstrom gelangt, das Atemzentrum und bewirkt so verstärkte Atembewegungen, durch die der Überschuß an Kohlendioxyd aus dem Körper entfernt wird. Gleichzeitig bewirkt die vermehrte Lungenventilation vermehrte Sauerstoffaufnahme, die ihrerseits notwendig für die Fortdauer der Muskeltätigkeit ist. In diesen beiden Fällen besteht zwar sicherlich eine chemische Reizwirkung oder eine Korrelation zwischen weit voneinander entfernt gelegenen Organen, aber dieser Reiz kommt durch eine überreichliche Bildung der spezifischen Substanz zustande und leitet unmittelbar den Mechanismus ein, durch den die Substanz in dem Maße aus dem Körper ausgeschieden wird, in dem sie entsteht. Wegen der oberflächlichen Ähnlichkeit in der Wirkung von Substanzen, wie Kohlendioxyd, mit derjenigen von Hormonen, hat Gley für solche Körper den Namen „Parahormone" vorgeschlagen. Hormone war als Gattungsname für die Gesamtheit der chemischen Boten vorgeschlagen. Die buchstäbliche Bedeutung des griechischen Wortes, von dem er abgeleitet ist, nämlich erregen, hat dazu geführt, eine Einschränkung des Begriffes vorzuschlagen, an die wir nicht dachten, als wir das Wort einführten. Die Wirkung eines Hormons kann in Erregung oder in Hemmung bestehen: es vermag das Wachstum zu fördern, aber wohl auch zu hemmen: ja in vielen Fällen kann dieselbe Substanz die Tätigkeit eines Organs anregen, die eines anderen hemmen. Das ist z. B. beim Adrenalin der Fall. Es erscheint daher auch unangebracht, eine weitere Unterteilung der Hormone vorzunehmen, wie Schafer das getan hat: er möchte den Ausdruck Hormone auf jene Substanzen beschränkt wissen, welche erregend wirken, und jenen, die eine

Herabsetzung der Tätigkeit bewirken, den Namen *Chalone* geben, wobei er beide Arten von Substanzen unter dem Namen *Autacoid* zusammenfaßt, eine Bezeichnung, die an Stelle des Ausdrucks Hormone treten würde, wie wir ihn verstanden haben. Gley schlägt den Ausdruck *Hormosone* für die wachstumsregulierenden Hormone vor. Aber unsere Kenntnisse von dem in Frage kommenden Vorgang, ob es sich um gesteigerte oder um verminderte Tätigkeit, um gesteigertes oder vermindertes Wachstum handelt, sind so lückenhaft, daß eine solche feine Unterteilung der Klasse der Hormone den Eindruck einer schärferen Abgrenzung unserer Begriffe hervorruft, als man sie klugerweise anstreben sollte.

Zieht man die Rolle in Betracht, die diese chemischen Boten für die Regulation der Funktion gänzlich verschiedenartiger Teile des Organismus spielen, so kann man schon von vornherein sagen, daß ihnen gewisse Eigenschaften zukommen müssen.

1. In erster Linie dürfen sie keine Antigene sein, d. h. ihre Aufnahme in den Blutstrom darf weder sofort noch nach einiger Zeit die Bildung eines Antikörpers herbeiführen, der sie neutralisieren und dadurch ihre Wirkung vernichten würde Jedes Hormon müßte, wenn es ein Antigen wäre, bei seinem Eintritt in die Blutbahn auf seinen Antikörper treffen und würde dadurch unfähig sein, irgendwelchen Einfluß auf das zugehörige Erfolgsorgan auszuüben. Alle die komplexen kolloidalen Substanzen, die zu den Proteinen gehören, z. B. Fermente, Eieralbumin, Peptone, artfremdes Blutserum, rufen nach ihrer Injektion in die Blutbahn die Bildung des entsprechenden Antikörpers hervor. Die Hormone müssen einfacher gebaut sein als die eben genannten Stoffe, und man darf von vornherein annehmen, daß sie eine chemisch genau bestimmte und relativ einfache molekulare Struktur besitzen.

2. Weil sie bei höheren Tieren dem Erfolgsorgan auf dem Blutwege zugeführt werden müssen, ist es von vornherein wahrscheinlich, daß sie einigermaßen leicht die Wand der Blutgefäße passieren, wenn sie kurze Zeit nach ihrem Entstehen irgendeine Reaktion herbeiführen sollen. Möglicherweise könnte ihre Diffusionsfähigkeit variieren mit dem Grade der jeweils notwendigen Wirkung. Die Berücksichtigung dieses Umstandes würde ebenfalls dafür sprechen, daß sie ein relativ niedriges Molekulargewicht haben.

3. In der Regel müssen diese chemischen Boten eine funktionelle Veränderung in einem oder mehreren Organen als Reaktion auf ein primäres Geschehen irgendwo im Körper hervorrufen. Wenn dieses Geschehen vorüber ist, muß auch die Wirkung des Hormons aufhören. Deshalb ist es notwendig, daß das Hormon entweder leicht innerhalb der Körperflüssigkeiten auf oxydativem Wege oder auf andere Weise zerstörbar ist, oder daß es schnell ausgeschieden werden kann, so daß seine Wirkung nicht andauernd weitergeht, wenn es einmal irgendwo im Körper gebildet worden ist.

Eines der einfachsten Beispiele dieser Körperklasse bildet das Secretin, dessen Tätigkeit bereits in einem vorangehenden Abschnitt besprochen worden ist. Wenn der saure Chymus aus dem Magen in das Duodenum eintritt, so ist es wesentlich für den Gesamtorganismus und für den richtigen Ablauf der Verdauungsprozesse, daß dieser Eintritt mit der Sekretion von Pankreassaft, Darmsaft sowie vermehrter Gallenabscheidung einhergeht, damit durch das Zusammenwirken dieser drei Sekrete der saure Chymus neutralisiert wird und die Verdauung der Eiweißkörper sowie der übrigen Nahrungsstoffe soweit fortschreitet, daß sie zur Aufnahme in die Blutbahn geeignet sind. Das notwendige Zusammenspiel zwischen den Vorgängen im Duodenum und diesen drei Drüsensystemen wird durch die Bildung des Hormons Secretin erzielt. Wenn der saure Chymus auf die das Duodenum und den oberen Teil des Dünndarmes auskleidenden Epithel-

zellen einwirkt, ruft er in diesen die Bildung einer Substanz „Secretin" hervor, die in das Blutgefäßsystem des Darmes aufgenommen wird und so im gesamten Körper zirkuliert. Gelangt diese Substanz zum Pankreas, zur Leber oder zu den Darmdrüsen, so wirkt sie als spezifisches Reizmittel auf diese Drüsen, so daß eine reichliche Bildung der drei Sekrete erfolgt. Wenn auch das Secretin bisher weder isoliert, noch seine chemische Struktur bestimmt worden ist, so sind doch einzelne seiner Eigenschaften bekannt. In saurer Lösung beständig, wird es im neutralen oder alkalischen Medium rasch durch Oxydation zerstört. Es diffundiert langsam durch Pergamentpapier und tierische Membranen und kann deshalb leicht die Capillarwand passieren. Es wird im Blute sehr rasch zerstört, so daß seine Wirksamkeit nach seiner Injektion nur etwa 10 Minuten dauert. Es wird nicht durch die Nieren ausgeschieden oder, was wahrscheinlicher ist, es wird im Blute zerstört, bevor es überhaupt in merklicher Menge zur Ausscheidung kommen kann. Es kann bei schwach saurer Reaktion ohne Schädigung gekocht werden. Das Secretin entspricht also den drei Erfordernissen, die als charakteristisch für die gesamten Hormone angegeben worden sind. Die Wirkung des Secretins ist nur *ein* Glied in einer langen Kette von Vorgängen, die aufeinander abgestimmt sind, einer Kette, die beginnt mit der Aufnahme der Nahrung in den Mund oder mit dem Auftreten des Appetits, der die Aufnahme einer Mahlzeit herbeiführt, und die erst endet mit der Ausstoßung der wertlosen Verdauungsschlacken aus dem unteren Ende des Darmkanales. Bei dieser Kette von Vorgängen kommt es zu einer fein abgestimmten Zusammenarbeit von nervösen und chemischen Reflexen, wobei die nervösen bei den Vorgängen überwiegen, die sich an den beiden Enden des Darmkanals abspielen, während im mittleren Teil die Correlationen vorwiegend chemischer Art sind, ähnlich jener, bei der das Secretin die hauptsächlich wirksame Substanz ist.

Das Secretin ist vielleicht das einfachste Beispiel für Correlationen, das wir kennen. Dieses Hormon wird in den den oberen Teil des Dünndarms auskleidenden Epithelzellen gebildet, die auch noch andere Funktionen, besonders die der Resorption, zu erfüllen haben. Dieses Hormon wird nur unter bestimmten wohl definierten Bedingungen gebildet, und seine Wirksamkeit beschränkt sich auf die drei Organe, die die Verdauungssäfte für den Dünndarm bilden; hauptsächlich wirkt es hierbei auf das Pankreas ein. Die anderen Beispiele chemischer Correlation, die durch die physiologische Forschung aufgedeckt wurden, schließen einen größeren Kreis von Organen in sich, und meist handelt es sich hierbei um eine länger andauernde Wirkung. In vielen hierher gehörigen Fällen werden die Hormone in besonderen Organen gebildet, für die keine andere Funktion gefunden werden konnte und welche das Sekret, das die wirksame chemische Botensubstanz enthält, unmittelbar oder unter Vermittlung von Lymphgefäßen in den Blutstrom ergießen. Sie werden daher als *Drüsen ohne Ausführungsgang* bezeichnet, und die Hormone, die sie bilden, als *innere Sekrete*. Als Beispiel sei das Insulin genannt, das in den kleinen Gewebsinseln — den LANGERHANSschen Inseln — gebildet wird, die im Pankreas verstreut liegen und trotz ihrer engen Nachbarschaft zu dessen Ausführungsgangsystem keine Verbindung mit den Ausführungsgängen haben. Sie sind reichlich mit Blut- und Lymphcapillaren versorgt, und ihr Sekret gelangt auf einem dieser Wege in die Blutzirkulation. Die andauernde Bildung dieses Stoffes ist notwendig für die richtige Ausnutzung der Kohlehydrate. Wir wissen noch nichts über den Wirkungsmechanismus des Insulins und auch nichts über die Organe, in denen diese Wirkung sich abspielt. Möglicherweise wirkt es nur auf die Leber. Es kann aber auch sein, daß seine Mitwirkung in allen Organen notwendig ist für die Nutzbarmachung der Kohlehydrate sowohl als Energiequelle wie zur Restitution der Gewebe. Es ist nicht un-

wahrscheinlich, daß die Bildung dieser Substanz durch die Anwesenheit von Zucker im Blute angeregt wird. Doch sind zur Entscheidung all dieser Fragen weitere Untersuchungen notwendig. Die einzige zur Zeit endgültig feststehende Tatsache ist die Notwendigkeit dieses Hormons für den normalen Stoffwechsel. Seine Abwesenheit ruft die Bedingungen für das Auftreten des Diabetes hervor, und dieser kann für wenige Stunden durch subcutane Injektion eines Extrakts, der das wirksame Prinzip der Langerhansschen Inseln enthält, beseitigt werden. Die Thyreoidea bildet ein anderes Beispiel für eine Drüse, die während ihrer Entwicklung mit dem Verdauungskanal verbunden, diese Verbindung verloren hat und eine Drüse ohne Ausführungsgang geworden ist. Wir kennen sowohl die Folgen der Atrophie der Schilddrüse wie die ihrer Überfunktion: die erste führt bei jugendlichen Individuen zum Kretinismus, bei erwachsenen zum Myxödem, während Hypertrophie und Hyperfunktion die Ursache der Basedowschen Krankheit sind. Barger und Harrington haben das wirksame Prinzip dieser Drüse isoliert und gezeigt, daß es sich um ein jodiertes Derivat des Tyrosins handelt, das den Namen Thyroxin erhalten hat. Da diese Substanz nicht durch die Einwirkung der Verdauungssäfte zerstört wird, kann sie bei oraler Verabreichung in gleicher Weise wie bei ihrer natürlichen Absonderung ihre Wirkung entfalten. Die Wirkung des Thyroxins scheint sich auf alle Organe des Körpers zu erstrecken. Wachstum sowohl wie Stoffwechselvorgänge hängen hierbei von der Gegenwart kleiner, aber adäquater Mengen dieses Stoffes im Blut ab. Augenscheinlich erfolgt die Thyroxinbildung in den Zellen der Schilddrüse kontinuierlich, wobei freilich ihr Umfang durch nervöse Einflüsse gesteigert werden kann. Diese Steigerung der Thyroxinbildung ist mit einer Hypertrophie der Drüse verbunden.

Ein anderes Hormon, dessen chemische Struktur wir kennen, ist das Adrenalin; es entsteht im Mark der Nebenniere. Höchstwahrscheinlich erfolgt im allgemeinen oder sogar unter allen Umständen die Adrenalinbildung auf nervöse Reize, die vom Zentralnervensystem ausgehen. Seine Wirkung erstreckt sich so gut wie ausschließlich auf ein System des Organismus, das freilich fast überall verbreitet ist, nämlich das sympathische Nervensystem. Die natürliche Sekretion des Adrenalins ins Blut oder seine künstliche Injektion in den Blutstrom hat genau die gleichen Wirkungen, die durch Reizung des sympathischen Nervensystems erzielt werden können, und es scheint so, als ob seine Bildung als normale Reaktion des Tieres in gefährlichen Lagen anzusehen ist, wenn Tiere von ausreichendem Bewußtsein Zeichen von Furcht oder Wut zeigen oder wenn die Sauerstoffversorgung des Gehirns unzureichend ist. Die Adrenalinbildung ist daher Teil der komplizierten, sich auf alle Organe des Körpers erstreckenden Reaktionsfolgen, die dann auftreten, wenn das Tier zur Erhaltung seines Lebens kämpfen oder fliehen muß.

In einigen Fällen ist es schwierig, zu verstehen, welche Rolle ein Hormon im normalen Leben des Tieres spielt. So kann man aus dem Hinterlappen der Hypophyse eine Substanz extrahieren, die den Tonus der Arterien und Capillaren erhöht, Kontraktionen des Uterus hervorruft, steigernd oder mindernd auf die Diurese einwirkt und die Ausscheidung der Chloride durch die Niere vermehrt. Jedoch konnte gezeigt werden, daß der Hinterlappen der Hypophyse ohne irgendwelche dauernde Gesundheitsschädigung des Tieres entfernt werden kann. Wir wissen noch nicht, ob man deswegen annehmen muß, daß die Funktionen des Hinterlappens durch andere Organe ersetzt werden können, oder ob das Tier tatsächlich gegenüber einem normalen benachteiligt ist, die Gelegenheiten aber, bei denen die Drüsentätigkeit notwendig ist, so selten sind, daß die Folgen ihres Fehlens noch nicht erkannt werden konnten.

Bei all diesen Beispielen, denen später zahlreiche weitere folgen werden, haben wir uns nur mit solchen chemischen Correlationen beschäftigt, die durch Injektion der in Frage kommenden Botensubstanz in die Körperflüssigkeiten oder durch ihre orale Verabreichung nachgeahmt und näher untersucht werden können. Es gibt aber zahlreiche komplexe Anpassungsvorgänge, die nur durch Implantation des betreffenden Organs nachgeahmt werden können. Zu dieser Klasse gehören alle jenen Correlationen, die mit den Sexualorganen zusammenhängen und die für die Entwicklung der sekundären Geschlechtsmerkmale verantwortlich zu machen sind und ebenso auch für die verwickelten und weitgehenden Veränderungen, die sich beim Säugetier im Anschluß an die Befruchtung eines Eis vollziehen. So verhindert die Kastration männlicher oder weiblicher Tiere in einem frühen Alter die weitere Entwicklung der akzessorischen Generationsorgane und auch die übrigen bei der Pubertät eintretenden Veränderungen. Entfernung der Hoden bei neugeborenen Ratten und ihr Ersatz durch ein Ovarium ruft die Ausbildung vieler weiblicher Merkmale bei einem derartig transformierten Männchen hervor, während sich die männlichen Organe (Penis, Samenblase, Prostata) nicht weiter entwickeln, und sogar Skelett und Temperament sich in ihren Eigenschaften mehr jenen von weiblichen als von männlichen Tieren annähern. Die Vergrößerung der Mamma, die bald nach der Befruchtung beginnt, hängt, wie gezeigt wurde, mit der Vergrößerung des Corpus luteum zusammen. Beim Kaninchen führt die künstliche Sprengung eines Graafschen Follikels zur Bildung eines Corpus luteum und damit zur Hypertrophie der Brustdrüsen. Werden die Corpora lutea zerstört, hört das Wachstum der Brustdrüsen auf. Aus dieser und ähnlichen Beobachtungen muß man schließen, daß die Entwickelung der sekundären Geschlechtsmerkmale unabhängig vom Nervensystem durch die Einwirkung chemischer Stoffe hervorgerufen wird, die in den Geschlechtsdrüsen, möglicherweise in den interstitiellen Zellen dieser Drüsen gebildet werden. Von hier aus werden sie mit dem Blutstrom allen Teilen des Körpers zugeführt. Ebenso kommt das Wachstum der Brustdrüse, jedenfalls zu Beginn der Schwangerschaft, durch ein Hormon, das in den Zellen des Corpus luteum gebildet wird, zustande. Jedoch blieben Versuche, dieselben Ergebnisse durch Extrakte aus den hormonbildenden Zellen zu erzielen, bis jetzt ohne Erfolg. Möglicherweise enthalten die Zellen in einem gegebenen Augenblick zu wenig von den aktiven Substanzen, um einen Extrakt zu liefern, der bei der Injektion irgendeine deutliche Wirkung hat; die Hormone werden zwar dauernd in kleinen Mengen gebildet, aber sofort ans Blut weitergegeben. Andererseits erscheint es auch möglich, daß andere Extraktionsmethoden, als die bisher angewandten, günstigere Ergebnisse liefern werden. Waren doch viele fruchtlose Anstrengungen gemacht worden, um die Folgeerscheinungen der Pankreasexstirpation durch Injektion von Extrakten aus diesem Organ zu beseitigen, ehe Banting und Best durch Gewinnung des Insulins zum Ziele kamen.

Wenn wir versuchen, unsere Kenntnisse von den Hormonreaktionen im Körper zusammenzufassen und uns darüber klar zu werden, welche Rolle sie bei den Anpassungsvorgängen im Gesamtorganismus spielen, so erkennen wir, daß die Verhältnisse noch dadurch verwickelt sind, daß diese Reaktionen nicht einzeln auftreten, sondern miteinander verknüpft sind, so daß die Bildung eines inneren Sekrets oder Hormons die Bildung anderer Hormone beeinflußt. So ruft der Eintritt von Adrenalin in den Blutstrom infolge einer Umwandlung von Glykogen vermehrte Ausscheidung von Zucker aus der Leber und den Muskeln ins Blut hervor. Diese Hyperglykämie bewirkt allem Anschein nach vermehrte Insulinbildung, und die Folgeerscheinungen der Insulininjektion können, wie gezeigt wurde, durch gleichzeitige subcutane Einspritzung von Adrenalin vermindert

oder gar aufgehoben werden. Ebenso kann Überproduktion des Schilddrüsenhormons entweder direkt oder auf dem Umwege über das sympathische Nervensystem eine vermehrte Adrenalinbildung hervorrufen, derart, daß Basedowkranke alle Zeichen einer gesteigerten Erregbarkeit des sympathischen Nervensystems zeigen, wie sie in derselben Weise durch Injektion von Adrenalin in die Blutbahn entstehen würde. Auch Pituitrin (Extrakt aus dem Hinterlappen der Hypophyse) wirkt neutralisierend auf die Insulininjektion ein.

Es muß hervorgehoben werden, daß unsere Kenntnisse von den Wechselbeziehungen der verschiedenen Hormonreaktionen noch sehr unvollkommen sind. Unsere spärlichen augenblicklichen Kenntnisse rechtfertigen kaum bestimmte Theorien, wie sie über die Wechselbeziehungen zwischen Thyreoidea, Pankreas und Nebennieren von klinischen Beobachtern, z. B. von Falta und Eppinger, aufgestellt wurden. Aber es ist wichtig, sich immer vor Augen zu halten, daß kein Geschehnis im Körper ein isoliertes Phänomen ist, es ist immer nur eins aus einer nie endenden Kette. Wir können zwar isolierte Glieder dieser Kette aufspüren und näher untersuchen, aber unsere Erkenntnis wird solange unvollkommen bleiben, bis wir die Stellung jedes einzelnen Gliedes genau aufgeklärt haben und damit auch die Ursachen und Wirkungen des Teilvorganges, den es darstellt.

III. Nervöse Integration.

Das Nervensystem ist allen anderen Mechanismen für die Integration der Körperfunktionen übergeordnet. Schon bei einzelligen Organismen gibt es wahrscheinlich Mechanismen zur Verknüpfung der Tätigkeit eines Zellteiles mit einem anderen, ähnlich denen, die im Nervensystem höherer Tiere verwirklicht sind. Die Übertragung von Zustandsänderungen durch Fortpflanzung chemischer Umsetzungen oder durch Diffusion chemischer Körper kann immer nur ein verhältnismäßig langsamer Vorgang sein, namentlich dort, wo nicht die Zirkulation einer Flüssigkeit im Körperinneren stattfindet. Eine Änderung der Oberflächenspannung an der Peripherie des Zelleibes einer Amöbe kann mit beträchtlicher Geschwindigkeit auf angrenzende Teile übertragen werden. Wo die Differenzierung der Zelle zur Bildung von kontinuierlichen Membranen oder Fibrillen geführt hat, kann eine an ihnen sich abspielende Oberflächenveränderung der Weg sein, auf dem sich die Kommunikation von einem Zellteil zum anderen vollzieht. So setzt bei der einzelligen *Vorticella* ein Berührungsreiz, der in der Gegend des mit Cilien versehenen Peristoms einwirkt, einen Prozeß in Gang, der sich mit größter Schnelligkeit zum Filament an dem fixierten Ende der Zelle ausbreitet, worauf sich das Filament sofort kontrahiert und den Körper damit der Möglichkeit einer Wiederholung des Reizes entzieht. Von der Natur der Veränderungen, die sich bei einer solchen Reizübertragung abspielen, wissen wir nichts, aber wir haben keinen Grund zu der Annahme, daß er sich von jenen molekularen Veränderungen unterscheidet, die die Fortleitung einer Erregung längs einer Nervenfaser ermöglichen. Das charakteristische Merkmal einer solchen Reizübertragung liegt in ihrer außerordentlichen Schnelligkeit, die wahrscheinlich durch die Beschränkung der sich dabei abspielenden molekularen Veränderungen auf das geringst mögliche Maß erzielt wird, so daß die hierbei umgesetzte Energiemenge praktisch vernachlässigt werden kann. Mit der Entwicklung vielzelliger Organismen und der Differenzierung der Funktion verschiedenartiger Zellen, die eben durch die Vielzelligkeit ermöglicht wird, wird die Eigenschaft der schnellen Übertragung biologischer Veränderungen lokalisiert und damit beginnt die Ausbildung eines Nervensystems. Zunächst findet man z. B. bei *Hydra* nur, daß die tieferen Schichten bestimmter Zellen in der Peripherie in ein contractiles Gewebe um-

gewandelt werden, so daß Reize, die das freie Ende der Zelle treffen eine Kontraktion hervorrufen, die wir als einen molekularen Prozeß in den tieferen Teilen der Oberflächenschicht bezeichnen können. In diesem Falle sind die Verhältnisse denen bei Vorticella sehr ähnlich, bei der eine einzige Zelle der zweifachen Funktion der Reizaufnahme und der Reizbeantwortung dient, receptorische Organe und effektorische Organe also zu einer Einheit zusammengeschlossen sind.

Das nächste Entwicklungsstadium des Nervensystems besteht in der Trennung dieser beiden Organe. Das eine bleibt in der Peripherie des Körpers, wird besonders empfindlich gegen Reize und ist als Receptor tätig, während andere tiefer gelegene Zellen entsprechend in contractiles Gewebe umgewandelt werden. Die Verknüpfung zwischen diesen beiden Zellsystemen wird durch ein Nervennetz bewirkt, das gleichsam als Zusammenfluß der sich verzweigenden Enden der receptorischen Zellen angesehen werden kann, so daß ein Vorgang, der in der einen Zelle beginnt, sich ein beträchtliches Stück längs des Netzwerks nach allen Richtungen ausbreiten und die Kontraktion einer ganzen Anzahl effektorischer Muskelzellen hervorrufen kann.

Ein derartiges System muß in seiner Reaktionsfähigkeit sehr beschränkt sein und kann nur gewissen umschriebenen einfachen Funktionen dienen — z. B. der Schutzwirkung und der Nahrungsaufnahme — ohne die anderen Integrationsmechanismen des Körpers zu beherrschen. Eine bedeutende Fortentwicklung wurde verwirklicht durch ein drittes System besonders differenzierter Zellen, die im Nervennetzwerk zwischen receptorische und effektorische Zellen eingeschaltet wurden. Jede dieser zentralen oder „Nervenzellen" im engeren Sinne des Wortes kann als Verteilungszentrum wirken, das von einer oder mehreren receptorischen Zellen Impulse empfängt und sie an eines oder mehrere effektorische Organe weitergibt. Durch die Zwischenschaltung dieser Zentralzellen steht jeder Effektor in Abhängigkeit von vielen Receptoren, und ein einziger Receptor kann viele Effektoren in Tätigkeit setzen. Diese Vorgänge sind mit einer Erniedrigung der Reizschwelle sowohl in den receptorischen wie in den zentralen Zellen verbunden, und der Organismus erhält damit eine feinere Abstimmung auf Vorgänge in seiner Umgebung und eine Verbesserung seiner Integrationen, weil nunmehr die Ausbreitung eines von einem Punkte ausgehenden Impulses im gesamten Nervensystem und im gesamten effektorischen Mechanismus möglich ist.

Bei einem derartig niedrigen Nervensystem konnte die Kontinuität der Nervenfasern durch die verschiedenen Zellsysteme des Nervennetzwerks hindurch erwiesen werden, und obschon eine gewisse Polarisation oder Richtung durch ein solches System hindurch angenommen worden ist, kann man sich nur schwer ein Bild machen von der anatomischen Grundlage eines derartigen funktionellen Verhaltens. In manchen Abschnitten solcher Nervensysteme z. B. im Subumbrellagewebe der *Medusa*, können anscheinend Reize in jeder Richtung das Netzwerk passieren. Eine bestimmtere Richtung in der Reizbeantwortung wird aber erst erreicht, wenn unter entsprechender Änderung der Struktur die Reizdurchlässigkeit der Nervenzellen und Nervenbahnen auf eine Richtung beschränkt wird. Es wird jetzt allgemein angenommen, daß im Nervensystem höherer Tiere, wahrscheinlich von den Arthropoden an aufwärts, die Verbindung zwischen den verschiedenen Elementen in der Kette der nacheinander gereizten Zellen als Membran oder *Synapse* gedacht werden kann. Diese Membran ist so polarisiert, daß sie den Durchgang eines Reizes nur in einer Richtung zuläßt, d. h. von der rezeptiven zur Zentralzelle, von der Zentralzelle zum Effektor. Es ist allerdings möglich, daß der fibrilläre Typus eines Nervensystems neben dem synaptischen

bestehen bleiben kann, aber in vollkommener Unterordnung unter den letzteren. Man hat den Gedanken ausgesprochen, daß das Darmnervensystem bei höheren Tieren ein Beispiel des fibrillären Nervensystems sei, wie man es bei Medusen findet. Gewisse wichtige Reaktionserscheinungen bei höheren Tieren, die sog. Achsenreflexe, können nur auftreten, wenn der Reiz nach allen Richtungen längs der Nervenfibrillen sich fortpflanzt, wie es eben im fibrillären Nervensystem der Fall ist.

Mit der Differenzierung der Receptorzellen untereinander, wobei sie der Reaktion auf verschiedene Arten physikalischer Zustandsänderungen in der Umgebung angepaßt werden, zeigen diese Zellen die Neigung, sich an bestimmt lokalisierten Stellen der Körperoberfläche anzuhäufen und erfahren damit eine Entwicklung zu besonderen Sinnesorganen. Da es von Wichtigkeit ist, daß jeder Receptor viele Effektoren in Tätigkeit setzen kann, zeigen die Zentralzellen die Neigung, eine oder mehrere Anhäufungen in der Nähe des Zentrums des Organismus zu bilden, wo sie Eindrücke von all den verschiedenen Receptorenarten empfangen und dieselben einem oder mehreren der verschiedenartigen Effektoren des Organismus übermitteln können, so daß sich ein Zentralnervensystem entwickelt.

Die Nahrungsaufnahme muß stets eine der wichtigsten Funktionen des Organismus sein, da sie dem Tier die Energie für alle seine Lebensäußerungen liefert. Bei einem beweglichen Tier muß daher das Mundende, das zur Nahrungsaufnahme bestimmt ist, bei den Bewegungen des Tieres vorangehen: auf diese Weise wird ein vorderes und ein hinteres Körperende differenziert. Das Längenwachstum wird durch eine Wiederholung der Struktur erzielt, so daß bei allen höheren Tierarten der Körper aus einer Anzahl von Metameren besteht, von denen jedes einen Teil der Leibeshöhle und des Nahrungsschlauches enthält und außerdem mit Sinnesorganen an seiner Oberfläche und effektorischen Organen zwischen Nahrungsschlauch und Körperoberfläche versehen ist; die Gesamtheit der Funktionen wird durch ein zentrales Ganglion koordiniert. Im Gesamtorganismus sind die Ganglien zu einer Ganglienkette verbunden. Von den Sinnesorganen sind einige besonders auf Vorgänge in ihrer unmittelbaren Nähe eingestellt und deswegen berührungsempfindlich, während andere gegenüber physikalischen Zustandsänderungen, die sich in größerer Entfernung abspielen, eine besonders ausgebildete Empfindlichkeit besitzen. Die letzteren kann man als *Fernsinnesorgane* bezeichnen. Es sind die Organe, die auf Licht und chemische Vorgänge sowie auf geringfügige Erschütterungen in der Umwelt, die durch das elastische Medium der Umgebung fortgepflanzt werden, reagieren: sie würden beim Menschen denjenigen Sinnesorganen entsprechen, die Gesichts-, Geruchs- und Gehörsempfindungen vermitteln. Da derartige Organe Vorgänge enthüllen, die sich in jenem Teil der Umgebung abspielen, denen sich das Tier nähert, so geben sie gleichsam von bevorstehenden Ereignissen, soweit sie den Organismus betreffen, Kenntnis, und daher sind sie meist an der Vorderseite oder am Kopf des Tieres vereinigt. Da überdies diese Fernreceptoren von überragender Bedeutung für die Ausführung der für das Suchen der Nahrung, für Angriff und Verteidigung sowie der für die Fortpflanzung notwendigen Bewegungen sind, so müssen die mit ihnen verknüpften Zentralzellen weit ausgebreitete Reaktionen hervorrufen können und viel zahlreichere Verbindungen mit den Effektoren besitzen als solche Receptoren, die lediglich über den Zustand ihrer unmittelbaren Umgebung Auskunft geben. Das Kopfganglion wird daher größer als die übrigen Ganglien, die hinter ihm liegen und beherrscht gleichzeitig ihre Tätigkeit. Auf diese Weise geht die Entwickelung des Aufbaus des Nervensystems aus einer Ganglienkette und einem Kopfganglion oder Gehirn vor sich. Das letztere ist für den überwiegen-

den Teil der Reaktionen des Organismus verantwortlich und beherrscht, indem es bald in der Richtung der Hemmung, bald in der der Verstärkung eingreift, die Funktionen, die die Ganglienkette in den hinteren Körpersegmenten hervorruft.

Doch gibt es keine Usurpation der Funktionen: das Verhalten des Tieres wird vielmehr bestimmt durch die Correlation der Reaktionen, die in jeder Schicht des Nervensystems ausgelöst werden. So kann z. B. ein Vorgang wie die Nahrungssuche in zwei Stadien eingeteilt werden: erst wird die antizipatorische oder präkurrente Reaktion durch die Fernreceptoren des Geruchs und des Gesichts hervorgerufen. Wenn diese Reaktion den Mund des Tieres mit der Nahrung in Berührung gebracht hat, bewirken die Berührungs- und Geschmacksreize das Ergreifen der Nahrung und ihre Einführung in den Ernährungstraktus. Sherrington spricht von ihr als der „konsumatorischen" Reaktion und führt aus, daß da, wo Bewußtsein angenommen werden kann, die antizipatorische Reaktion mit Vorstellungen des Begehrens verbunden ist, die konsumatorische dagegen mit affektiver Stimmung oder Gemütsbewegung einhergeht; diese Gemütsbewegung stellt jedoch lediglich das Bewußtwerden des Impulses zu einer Bewegung dar und ist daher wahrscheinlich eher mit dem Endstadium einer solchen Reaktion verbunden, bei der die Berührungsreceptoren beteiligt sind, z. B. also mit der Nahrungsaufnahme, als mit einer antizipatorischen oder präkurrenten Reaktion, die durch Fernreceptoren erregt wird.

So dringen in jedem Augenblick molekulare Veränderungen oder nervöse Impulse, die auf der Oberfläche des Tieres durch den nie endenden Wechsel in den Bedingungen der Umwelt hervorgerufen werden, auf dem Wege der Receptoren in das Zentralnervensystem ein. Eine Analyse der Erscheinungen, wie sie ein Tier mit vereinfachtem Nervensystem, z. B. ein Säugetier, das nur noch ein Rückenmark hat, darbietet, hat uns namentlich durch die Arbeit Sherringtons in Stand gesetzt, uns einen Begriff zu bilden von der Art und Weise, wie eine Fülle zusammenhangloser Eindrücke nutzbar gemacht wird für das Zustandekommen einer geordneten Reaktion, die im Interesse des Endzweckes des Gesamtorganismus: Überleben und Fortpflanzung seiner Art, liegt. Das klassische Beispiel der einfachsten anatomischen Grundlage eines Reflexbogens besteht aus zwei Zellen oder Neuronen, nämlich 1. dem rezeptiven Neuron, dessen einer Fortsatz in der Körperoberfläche endet, während der andere in das Zentralnervensystem eindringt und in einer Synapse in Berührung mit dem Körper oder dem Dendriten einer 2. effektorischen oder efferenten Nervenzelle endet, deren Achsenfortsatz in der Nervenendigung oder Synapse eines effektorischen Organs, z. B. des Muskels, aufhört. Ein Reflexbogen ist in Wirklichkeit nie so einfach, wie ihn dieses Beispiel zeigt. Fehlt hier doch das eigentlich Wesentliche des Zentralnervensystems, nämlich die Fähigkeit zur Variation der Reizbeantwortung entsprechend der Reizart, der Reizstärke und dem Reizort, der Art und Stärke der anderen Reize, die gleichzeitig die übrigen Teile der Körperoberfläche treffen und endlich entsprechend dem Funktionszustand des Nervensystems, der dem Reiz unmittelbar vorhergegangen ist. Ein einziger Receptor muß imstande sein, viele Effektoren in Tätigkeit zu setzen. Der zentrale Fortsatz oder Achsenzylinder des receptorischen Neurons muß sich daher bei seinem Eintritt ins Zentralnervensystem vielfach verzweigen und dadurch eine funktionelle Verbindung mit einer großen Zahl von Nervenzellen herstellen. Die Mannigfaltigkeit der auf irgendeinen gegebenen Reiz möglichen Reaktionen wird noch vergrößert durch die Entwicklung von Zellen, die in den Reflexbogen eingeschaltet sind und deren Achsenfortsatz sich zwar weit im Nervensystem verzweigt, seinerseits aber mit zwischengeschalteten Zellen oder den effektorischen

Neuronen verbunden ist, so daß die Ausbreitungsmöglichkeit innerhalb des Zentralnervensystems eine noch größere wird. Die damit vorgesehenen Verbindungsmöglichkeiten ermöglichen die Erregung aller Effektoren des Körpers bei Reizung eines einzigen Receptors, und tatsächlich kann ein derartiger Zustand unter abnormen Verhältnissen im Zentralnervensystem, z. B. bei der Strychninvergiftung verwirklicht sein. Doch kann diese Einrichtung an sich noch nicht die Koordination oder die „Zweckmäßigkeit" erklären, die für jeden wie auch immer erregten Reflex charakteristisch ist. Die Koordination muß vielmehr von Eigentümlichkeiten der synaptischen Verbindungen innerhalb des Zentralnervensystems abhängen. Die zentralen Verbindungen jeder afferenten Faser aus einem jeden Receptor müssen von den Verbindungen aller übrigen afferenten Fasern verschieden sein. Vielleicht bestehen auf den verschiedenartigen Bahnen, auf denen der Verlauf eines Reizes möglich ist, der längs den afferenten Fasern eintritt, Verschiedenheiten des Widerstandes, so daß Nervenreize von geringer Stärke in ihrer Wirkung auf wenige effektorische Nerven beschränkt sind, während stärkere Reize sich weiter ausbreiten und eine größere Anzahl von Effektoren in Tätigkeit setzen. Diese Eigentümlichkeit wird als Irradiation bezeichnet. Das Ergebnis der Reizung irgendeines Punktes der Körperoberfläche hängt ab von der Art der Verbindung, die zwischen den afferenten, reizleitenden Fasern und den efferenten Neuronen vorhanden ist. Man muß sich klarmachen, daß die Art der Reaktion mit der Art des Reizes wechselt, oder, was dasselbe bedeutet, daß Reize von verschiedener Qualität verschiedene Endorgane beeinflussen und daher auf verschiedenen Bahnen ins Zentralnervensystem eindringen.

Ein Zentralnervensystem, das lediglich die bisher geschilderten Eigenschaften besitzt, würde jedoch keine koordinierten Bewegungen zu leisten vermögen, da die Möglichkeit des Eindringens für alle Arten von Erregungen von jedem Punkt der Körperoberfläche aus eine unbegrenzte sein würde. Ein wesentlicher Faktor für das Zustandekommen der Koordination ist der Vorgang, der in der Synapse durch das Eintreffen eines nervösen Impulses längs der Verzweigungen einer afferenten Faser hervorgerufen wird. Betrachtet man die chemischen Mechanismen des Körpers, so muß man erstaunt sein über die Häufigkeit, mit der „gekoppelte" Reaktionen vorkommen, Oxydationsprozesse sind z. B. mit Reduktionsprozessen verbunden, exotherme Vorgänge mit endothermen, dissimilatorische mit assimilatorischen. Ganz analog konnte man sagen, daß auch die Reaktionen im Zentralnervensystem immer gekoppelt sind. Ein Reiz der längs den Endverzweigungen einer afferenten Faser fortschreitet, ruft nicht eine Erregung hervor, die jede der Synapsen, auf die sie trifft, passiert, er verursacht vielmehr zwei Arten von Vorgängen: *erregende* und *hemmende*. Diese Tatsache, die für das Verständnis der Vorgänge im Zentralnervensystem von grundlegender Bedeutung ist, wurde zuerst von Sherrington gezeigt. Das Ergebnis einer Reizung des Fußes eines Rückenmarkshundes z. B. durch einen Nadelstich an der Pfote ist nicht nur eine Erregung der Flexoren, welche den Fuß von dem schädigenden Reiz wegziehen, sondern, was gleich bedeutungsvoll ist, auch eine Hemmung der Extensoren. Man muß sich klarmachen, daß diese Hemmung ebenso notwendig ist für die Erfüllung des Endzweckes des Organismus, wie die Fortpflanzung der Erregung. So ist der Widerstand in der Synapse, der für die Bahn bestimmend ist, die ein ins Zentralnervensystem eindringender Reiz einschlägt, keine feste Größe und im System nicht von vornherein festgelegt, sondern er wird in der Synapse durch die Natur des Reizes selbst hervorgerufen, der auf sie aufstößt.

Die Wirkung der Reizung eines Receptors oder einer Gruppe von Receptoren ist nicht auf die Bahnen beschränkt, die für die unmittelbare Beantwortung des

Reizes in Frage kommen. Alle Teile der Körperoberfläche empfangen ununterbrochen Eindrücke, die das Zentralnervensystem erreichen müssen: sie können sich nicht alle gleichzeitig auswirken, ohne Unordnung in den Reaktionen des Tieres hervorzurufen. Jeder Reflex beeinflußt daher jeden Teil des Zentralnervensystems. Hierbei kommt es zur Abschwächung oder zur Verstärkung, entsprechend der Art der auszulösenden Reaktionen. Unter der großen Zahl der theoretisch möglichen Reflexe wird gewöhnlich einer vorherrschend, und die Vorherrschaft wird entweder durch die Art des erregten Receptors oder durch die Stärke des Reizes bestimmt. Alle Schmerzreize z. B. suchen über die Berührungs- oder Wärmereize zu dominieren. Die Vorherrschaft einer Reaktion über alle übrigen muß so erklärt werden, daß der in Frage kommende Reiz nicht nur Erregung der zugehörigen effektorischen Neurone und Hemmung der antagonistischen Effektoren hervorruft, sondern auch eine Hemmung auf alle möglichen Reflexbahnen ausübt, so daß diese blockiert werden. Die einzigen Reflexvorgänge, die außerdem noch ermöglicht werden, sind solche, die eine Verstärkung der primären und dominierenden Reaktion herbeiführen.

Auch noch gewisse andere Eigenschaften des synaptischen Komplexes spielen eine wichtige Rolle für die Wirksamkeit des Nervensystems als eines koordinierenden Mechanismus.

Summation: Jede Synapse hat einen gewissen Schwellenwiderstand, der überschritten werden muß, bevor irgendein Reiz sich über sie hinaus ausbreiten kann, ganz gleich ob der Reiz im nachfolgenden Glied der Neuronenkette Erregung oder Hemmung hervorrufen soll. Ein subminimaler Reiz hat daher keine Wirkung: wenn dieser subminimale Reiz aber ein oder mehrere Male wiederholt wird, summiert sich seine Wirkung nach und nach, so daß er schließlich den Widerstand durchbrechen und die ihm entsprechende Reaktion hervorrufen kann.

Bahnung: Das Eindringen eines Reizes durch eine Synapse oder eine Reihe von Synapsen sucht eine Erniedrigung der Schwelle für nachfolgende Reize herbeizuführen, so daß die Reizschwelle einer Reaktion, die schon einmal abgelaufen ist, im Sinne der Erniedrigung beeinflußt wird. Diese Eigenschaft bildet anscheinend die Grundlage dessen, was wir im komplexen Nervensystem höherer Tiere Gewohnheit und Gedächtnis nennen.

Ermüdung: Der wiederholte Durchtritt eines Reizes in kurzen Zwischenräumen kann andererseits den Widerstand vermehren, so daß der Reiz schließlich nicht mehr eindringt.

So sehen wir, daß die Beantwortung eines gegebenen Reizes keine unveränderliche Größe ist, sondern von der Vorgeschichte des fraglichen Reflexbogens abhängt. Vorangegangene Tätigkeit muß den dem Durchtritt des Reizes entgegenstehenden Widerstand entweder vermehren oder vermindern. Ein besonderes Beispiel für die Wirkung der vorangegangenen Tätigkeit stellt der von Sherrington als *sukzessive spinale Induktion* bezeichnete Vorgang dar; er besteht darin, daß eine bestimmte Tätigkeit die gerade entgegengesetzte zu erleichtern sucht: die Beugung macht der Streckung Platz und umgekehrt, und eine ganz bestimmte Reizart bewirkt, wenn sie eine gewisse Zeit fortgesetzt wird, in den hinteren Extremitäten alternierende Beuge- und Streckenbewegungen wie sie für die Fortbewegung nötig sind: „lokomotorische Reflexe".

Aus diesen verhältnismäßig einfachen Elementen, die mit den eben beschriebenen Eigenschaften ausgestattet sind, aber mit ungeheuerer Kompliziertheit in der Anordnung, baut sich ein Zentralnervensystem auf, das von jedem Punkt der Körperoberfläche und ebenso auch von den effektorischen Organen Reize empfängt und sie so verteilt, daß die resultierenden effektorischen Reak-

tionen die für den Zweck des Organismus geeignetsten sind. Die hierbei resultierenden Reaktionen sind veränderlich entsprechend der unmittelbaren Vorgeschichte des Individuums, sie sind aber auch vorgebildet durch den Prozeß der Entstehung des Zentralnervensystems selbst und hängen von seinen Eigenschaften ab. Wenn das Tier in eine neue Umgebung verbracht wird, die neue Gruppierungen peripherer Reize mit sich bringt, dienen seine Reaktionen möglicherweise durchaus nicht mehr zu seinem Besten. Das Tier muß daher im Daseinskampfe unterliegen. Ein Wechsel im Typus der Reaktion oder eine Erweiterung des Reaktionsverlaufes kann nur durch Variationen in der Entwicklung des Zentralnervensystems bewirkt werden, und diejenigen Individuen, bei denen sich eine derartige Variation nicht vollzogen hat, sind dem völligen Untergang verfallen. Der zweckmäßige Charakter der Reaktionen aller derartigen Tiere ist daher das Ergebnis von Modifikationen, die durch Rassenerfahrungen und durch völlige Eliminierung der ungeeigneten Typen ausgebildet wurden. Eignung des Individuums bedeutet lediglich, daß sein Nervensystem imstande ist, auf Reize, die das Tier im Verlaufe eines Lebens unter normalen Umweltsbedingungen treffen, in zweckentsprechender Weise zu reagieren. Kommt es zur Änderung der Umgebung, so muß eine entsprechende Änderung der Art eintreten.

Derartige Einrichtungen liegen den Reflexen zugrunde, die bei einem segmentierten Tier durch das Ganglion oder Ganglienpaar jedes Somiten ermöglicht werden. Bei den Wirbeltieren verschmelzen diese segmentalen Ganglien miteinander unter Bildung des Rückenmarks; die segmentalen Reaktionen müssen dementsprechend ebenfalls miteinander verschmolzen oder integriert werden, so daß sich die Reflexe des Stammes und der Glieder als ein Ganzes abspielen und Haltung und Lage des Tieres bestimmen. Diese Integration findet ihren anatomischen Ausdruck in der Entwickelung langer Bahnen, die die verschiedenen Segmente miteinander verbinden, so daß beispielsweise ein Reiz, der einen Fuß trifft, oder die auf den Reiz erfolgende Bewegung des Fußes und Beines, am Stamm und den anderen Extremitäten Verstärkungs- oder Unterstützungsreaktionen erregt. Mit der Entwickelung des Gehirns durch die Konzentration der Fernsinnesorgane am Kopfende des Tieres, müssen sich in ganz ähnlicher Weise lange Bahnen vom Gehirn zu den verschiedenen Schichten in den tieferen Teilen des Zentralnervensystems entwickeln. Durch diese langen Bahnen vermögen die Ferneindrücke alle anderen Funktionen des Zentralnervensystems zu beherrschen und die segmentalen Funktionen entweder in der Richtung der Hemmung oder der Verstärkung zu beeinflussen. Der durch diese Fernreceptoren bedingte Erwerb eines größeren Bereichs von Anpassungsvorgängen schließt nicht die weitere Entwickelung effektorischer Organe in sich. Der gleiche jedem segmentalen Reflex zugehörende effektorische Mechanismus kommt zur Anwendung, um die verwickelteren Reaktionen zu veranlassen, die durch die Reize bestimmt werden, welche das Gehirn auf dem Wege über die Fernreceptoren treffen. So gibt es für alle nervösen Reaktionen eine „letzte gemeinsame Bahnstrecke" (Sherrington), auf der je nachdem die wechselseitige Hemmung oder Förderung der Reize erfolgen soll, die Impulse zur Erregung der motorischen Reaktionen verlaufen, die Impulse, die aus den vom Körper aufgenommenen Eindrücken resultieren und dem Zweck des Organismus angepaßt sind.

Bedingte Reflexe: So zeigt sich in der ganzen Entwickelungsgeschichte höherer Arten ein dauerndes Fortschreiten zu einer Einheit der Leitung, eine allmählich wachsende Vollendung der Integration der Reaktionen, die bewirkt wird durch das Zentralnervensystem und abhängig ist von jenen Reaktionen, die durch den Beherrscher dieses Systems, das Gehirn, unter Vermittlung der Fernreceptoren

hervorgerufen werden. Dieser Fortschritt tritt noch mehr in die Erscheinung, wenn die dem Individuum innewohnenden Anpassungsmöglichkeiten wie bei den Vertebraten durch die Entwicklung einer Großhirnrinde gesteigert werden. Bei niederen Arten ist die Anpassung an ungewöhnliche Veränderungen in der Umgebung nur durch *Rassen*erziehung möglich, und dabei verfallen mit Ausnahme derjenigen Einzelindividuen, die sich den neuen Bedingungen infolge einer zufälligen Mutation im Bau des Zentralnervensystems anzupassen vermögen, alle übrigen dem völligen Untergang. Tiere, die eine Großhirnrinde besitzen, sind dagegen in der Lage aus der *individuellen* Erfahrung Nutzen zu ziehen und können Reaktionen, die gefährlich oder von Schmerzen begleitet sind, unterdrücken und anderseits solche Reaktionen verstärken, die sich erfahrungsgemäß als vorteilhaft erwiesen haben. Die Großhirnrinde besteht ursprünglich aus zwischengeschalteten Neuronen, die sich in Zusammenhang mit den Zentren des Olfactorius, also den Zentren, welche Eindrücke von den chemischen Fernreceptoren erhalten, entwickelt haben. Mit zunehmender Bedeutung der Eindrücke, die vom Gesichts- und vom Gehörsorgan aufgenommen werden, sowie derjenigen, die von den effektorischen Organen des Körpers, also den Muskeln, herkommen, wird der primitiven Olfactoriusrinde oder dem Archipallium neue Gehirnmasse hinzugefügt. Zuerst steht die Rinde nur mit dem Vorderhirn in Zusammenhang. Sie stellt eine Ergänzung desjenigen Nervenbezirks dar, der bereits im Stirnteil des Zentralnervensystems zur Ausbildung gelangt ist: er bekommt gleichsam Proben von allen Eindrücken, die im Vorderhirn ankommen, und zwar nicht nur von denen, die irgendeine Reaktion einleiten, sondern auch von denen, die im Organismus als Folge der betreffenden Reaktion entstehen. Ist der Eindruck ein solcher, daß er eine Verletzung oder eine drohende Verletzung des Individuums anzeigt, also das, was wir einen Schmerzeindruck nennen, so scheint die auf ihn erfolgende Hemmung, welche in der reinen Reflexmaschine eine Umkehr der ursprünglichen Reaktion verursacht, in den corticalen Neuronenketten rückwärts zu wirken und Blockierung oder Hemmung jenes Bahnteils hervorzurufen, der zuerst von dem die Reaktion veranlassenden primären afferenten Eindruck Kenntnis erhielt. Wirkt ein solcher Eindruck zum zweiten Male ein, so wird die Reaktion, bevor sie eintreten kann, von der Hirnrinde gehemmt. Während eine Motte, die ihre Flügel an einer Kerze versengt hat, immer wieder in die Flamme hineinfliegt, bis sie verbrannt ist, scheut ein „gebranntes Kind das Feuer". Die Gehirnrinde ist daher ein Erziehungsmittel. Kein Reflex kann eintreten ohne dem „Censor" unterworfen zu werden, der in der Hirnrinde als Resultat vergangener Erfahrungen des Tieres geschaffen ist. Der unbedingte oder mittelbare Reflex macht mehr und mehr dem bedingten Reflex Platz, der je nach seiner Art zu Verstärkung oder Hemmung der unbedingten Reflextätigkeit führt. Meist handelt es sich bei den bedingten Reflexen sowohl um Erregungs- wie um Hemmungsvorgänge. Die Vorteile, die sich dem Tiere durch die Unterordnung der unbedingten unter die bedingten Reflexe für seine Erhaltung und sein Überleben im Kampf ums Dasein bieten, sind so groß, daß die natürliche Auswahl mit Notwendigkeit zur Entstehung von Arten geführt hat, bei denen dem bedingten Reflex ein immer größer werdender Anteil an den Gesamtreaktionen des Tieres zukommt. Um in steigendem Umfange die segmentalen Reflexe unter die Kontrolle des Censors in der Hirnrinde zu bringen, kommt es zu einer verstärkten Entwickelung von langen Bahnen, von Nervenzügen, die direkt von der Rinde zu den verschiedenen Schichten des Hirnstammes und des Rückenmarkes ziehen. Schließlich wird, wie bei den höheren Säugern und beim Menschen, das Censororgan selbst ausführendes Organ, wobei der größere Teil der niederen Zentren seine Vollkommenheit als Reaktionsorgan und seine Fähigkeit, koordinierte

Bewegungen hervorzurufen, verliert und auf die untergeordnete Aufgabe beschränkt wird, die Reaktionen, die von den Großhirnhemisphären eingeleitet wurden, zu Ende zu führen. So wird beim Menschen sogar die Fortbewegung eine Funktion der Großhirnhemisphären, und das Kind kommt zur Welt, unfähig für sich selbst zu sorgen oder die einfachsten nervösen Reaktionen ausführen zu können, die für seine Erhaltung notwendig sind. In einer Gesellschaft, in der die Umgebung von Tag zu Tag und von Stunde zu Stunde wechselt, müssen die verschiedenartigen Reaktionen auf die geradezu unendliche Mannigfaltigkeit der Eindrücke, die im Laufe eines Tages im Zentralnervensystem ankommen und das Individuum beeinflussen, von diesem erlernt werden, damit sie so gut wie möglich der Erhaltung seines Lebens dienen. So besteht das ganze Dasein des Menschen aus einer Kette von bedingten Reflexen, d. h. aus Reaktionen, die speziell den Bedingungen seiner Umwelt angepaßt sind.

In folgenden Kapiteln dieses Werkes wird diese komplexe Reaktionsmaschine, die unter dem Befehl der Großhirnhemisphäre steht, Gegenstand der Analyse sein, und es wird der Mechanismus der verschiedenen Phasen oder Gruppen ihrer Funktionen erörtert werden. So wird es möglich sein, die Bedingungen für die Integration einiger Hauptfunktionen, wie Körperhaltung, Erhaltung des Gleichgewichts und Ausführung gerichteter Bewegungen aufzubauen. Bei dieser Analyse wird es vorteilhaft sein, nach der vergleichenden Methode vorzugehen und die allmähliche Entwickelung der zunehmenden Vollendung eines Integrationsprozesses zu beobachten, indem man von den niederen Formen bis zum Menschen fortschreitet. So können, während beim Menschen das Rückenmark nach seiner Abtrennung von den höheren Teilen des Zentralnervensystems nur noch zu einfachen „Massenbewegungen" (Head) befähigt ist, beim Rückenmarkshund die kompliziertesten Reflexe durch das Rückenmark allein ausgeführt werden. Bei diesem Tier ist die normale Haltung der Beine zum Stamm von rein spinalen Reflexen abhängig. Zahlreiche angepaßte Bewegungen der Glieder, des Rumpfes und des Schwanzes können als Antwort auf entsprechende Reize ausgeführt werden: das Tier könnte sogar gehen und laufen, wenn nicht die spinalen Mechanismen von den Reflexbögen abgetrennt wären, denen das Labyrinth über die Lage des Kopfes und Körpers im Verhältnis zur Schwere Meldung erstattet. Die Körperhaltung hängt dementsprechend von der Integration der Funktionen des Rückenmarks und des Hinter- und Mittelhirns ab, und wenn man die Rolle der Augen mitberücksichtigt, muß sogar noch das Vorderhirn in Rechnung gestellt werden. Man kann annehmen, daß das motorische Rindenfeld zu der gewohnheitsmäßigen Körperhaltung temporäre motorische Reaktionen hinzukommen läßt, und es ist klar, daß dauernd eine Anpassung der Körperhaltung an die Richtung und den jeweiligen Zustand der Bewegung vorhanden sein muß. Der Bewegungsmechanismus erschöpft sich also nicht in der direkten Reizung der spinalen Bewegungsmaschine von der Rinde aus, sondern es kommen noch dauernd Verstärkung oder Abänderung der gerade eingenommenen Haltung hinzu, die durch die vom Labyrinth und den Muskeln selbst ausgehenden Impulse verursacht werden. Die fortschreitende Monopolisierung der Einleitung aller motorischen Prozesse des Körpers durch das Gehirn ist daher nicht nur mit dem Wachstum der Hirnhemisphären, sondern auch mit einer starken Entwickelung der Kleinhirnrinde und der beide Organe verknüpfenden Nervenzüge verbunden.

Das Studium solcher bestimmten Körperreaktionen und der dabei beanspruchten Mechanismen kann als Beispiel dafür dienen, wie alle Reaktionen des Körpers unter der Leitung der Hirnrinde integriert und den künftigen Bedürfnissen des Individuums angepaßt werden.

IV. Die Integration nervöser und chemischer Correlationsmechanismen.

Wir haben nur noch die Wege zu betrachten, auf denen die chemischen Correlationsmechanismen mit den höheren integrierenden Kräften des Zentralnervensystems in Beziehung gebracht und ihnen unterworfen werden. Viele chemische Mechanismen sind direkt von dem Einfluß des Zentralnervensystems abhängig. So scheint die Adrenalinsekretion nur auf zentral oder peripher hervorgerufene Erregung hin einzutreten, die die Nebenniere durch die Nn. splanchnici erreicht. Vieles spricht in hohem Maße dafür, daß die Schilddrüse in ganz ähnlicher Weise von nervösen Einflüssen abhängig ist. Dabei beeinflußt ihre Sekretion selber ebensosehr die normale Entwickelung des Gehirns wie diejenige anderer Organe des Körpers. Dagegen ist für eine große Anzahl anderer innersekretorischer Vorgänge ein direkter nervöser Einfluß nicht erwiesen. Wir haben bisher keinen Beweis dafür, daß das Nervensystem die Ausscheidung des Insulins oder der Sexualhormone beeinflussen kann, aber wir müssen daran erinnern, daß die Hauptfunktion des Nervensystems in der *Einleitung* einer Reaktion zu sehen ist. Ich habe ausgeführt, daß die Fernreceptoren namentlich antizipatorische oder präkurrente Reaktionen auslösen, die Oberflächenreceptoren dagegen, mögen sie an der inneren oder äußeren Oberfläche liegen, für die konsummatorischen Reaktionen verantwortlich sind. Dementsprechend sind Reaktionen, die die Hirnrinde selbst auslöst, in weiterem Umfange antizipatorisch als jene, die durch das spezielle Sinnesorgan direkt hervorgerufen werden. Man spricht oft von der Rinde als einem Organ der Voraussicht und selbst bei den am höchsten integrierten Organismen muß seine Haupttätigkeit in der Einleitung einer zusammenhängenden Reihe von Aktionen bestehen, die schließlich in einer konsummatorischen Handlung endet. So gibt es keine Möglichkeit das weitere Fortschreiten eines Nahrungsballens zu verhindern, nachdem er an der Rückseite des Pharynx angekommen ist; ist er einmal bis dahin gelangt, so muß er beim normalen Individuum auch in den Magen gelangen und der Verdauung und Resorption, denen die Ausstoßung der unverdaulichen Bestandteile folgt, unterliegen. Aber sogar seine Verdauung ist noch den höheren Tätigkeiten des Gehirns unterworfen und kann aufgehalten, ja die Nahrung wieder ausgebrochen werden, wenn während des Verdauungsprozesses sehr starke körperliche Anstrengungen geleistet werden müssen; doch werden auch die meisten konsummatorischen Reaktionen ihrerseits die Tätigkeit der Gehirnrinde in dem Sinne beeinflussen, daß das Ergebnis ihrer Konsummation zu der allgemeinen nervösen Tätigkeit des Individuums in Beziehung gesetzt wird. Wir wissen z. B., daß die gesamte Disposition eines Tieres, die Richtung die als Antwort auf bestimmte Reize gewöhnlich eingeschlagen wird sowie die daraus resultierenden Aktionen in unmittelbarster Abhängigkeit von den Hormonen stehen, beispielsweise von denen aus den Sexualdrüsen. Diese sind es, die die Entwicklung der Gehirnbahnen und die Änderung des Widerstandes der Synapsen so beeinflussen, daß das Tier seinen Paarling sucht und seine Art fortpflanzt und bei den höheren Tieren ist der gesamte Vorgang der Entwicklung des befruchteten Eies mit der Produktion chemischer Boten verbunden, die nicht nur das Wachstum der akzessorischen Geschlechtsorgane beeinflussen in Hinblick auf die Erhaltung der kommenden Generation, sondern die auch entsprechende Veränderungen in den gewohnheitsmäßigen Reaktionen des Gehirns hervorrufen. Es besteht also eine endlose Reihe von Correlationen, die durch Hirnrinde und Zentralnervensystem bestimmt werden, aber aufs engste mit den chemischen Correlationsmechanismen verbunden sind und darüber hinaus während gewisser Funktions- und Entwickelungsphasen des Tieres von diesen geradezu beherrscht werden.

Wir sehen also, daß das ganze Leben eines Tieres aus einer unendlichen Kette von Anpassungen besteht, die auf den verschiedenen oben betrachteten Wegen hormonaler und nervöser Art integriert sind. Dabei ist das Ergebnis dieser Integration auf *ein* Ziel gerichtet: das Überleben des Individuums oder der Art im Kampf ums Dasein. Eine gewisse Vorstellung von der Verknüpfung und der wechselseitigen Beeinflussung der verschiedenen Mechanismen kann man sich bei der Betrachtung der Veränderungen bilden, die im Organismus während der Muskeltätigkeit ablaufen. Das Spiel eines jungen Tieres ist eine Vorbereitung auf die stets sich erneuende Anspannung bei der Jagd nach Nahrung oder im Kampf gegen Feinde der eigenen oder anderer Arten; und beim Menschen ist der sportliche Wettkampf nur ein schönes Abbild des tödlichen Ringens, das zu allen Zeiten Überleben oder Untergang des Individuums im Lebenskampf bestimmt hat. Dabei ist an Stelle der Gemütsbewegungen der Todesfurcht, des Zornes oder des sexuellen Begehrens der Wille zum Sieg oder die Furcht vor der Niederlage getreten. Die Stärke des inneren Triebes zur Teilnahme an einem solchen Wettkampf wird bestimmt durch den Aufbau des Zentralnervensystems, besonders seiner höheren Sphären und dieser wiederum wird, wie wir gesehen haben, entscheidend durch die verschiedenen Hormone beeinflußt, die in Drüsen ohne Ausführungsgang wie Thyreoidea, Hypophyse oder Geschlechtsorganen entstehen und während der Jahre des Wachstums und der Entwicklung ihren Einfluß ausüben. Der Trieb zum Handeln, der sich dem Bewußtsein als Wunsch äußert, schafft einen Zustand der Aufmerksamkeit oder Bereitschaft, während dessen in den Hemisphären des Großhirns ablaufende Prozesse auf den kommenden Kampf vorbereiten, und zwar durch Änderungen, die sie in der Tätigkeit des Mittel- und Endhirns bewirken. Ob wir nun einen solchen Zustand bei einem Menschen auf einem stationären Fahrrad oder beim Start zu einem Lauf untersuchen, wir finden stets, daß sich diese Bereitschaft in Veränderungen des Blutdrucks, des Pulses, der Atmung und des Tonus der Muskulatur ausdrückt, während in der Tätigkeit anderer, vorübergehend unwesentlicher Funktionen, wie denen der Verdauung, eine Hemmung eintritt. Der Blutdruck steigt und Puls wie Atmung werden beschleunigt. Die Steigerung des Blutdrucks wird in erster Linie durch eine Konstriktion im Splanchnicusgebiet verursacht, kann aber auch von einer Verengerung der Hautgefäße begleitet sein, wodurch bei manchen Individuen die unter diesen Bedingungen oft beobachtete Blässe entsteht. Wenn die Gemütserregung ausgesprochen ist, kann es sogar zu einer Abgabe von Adrenalin in den Kreislauf kommen und hierdurch könnten sowohl die an den Blutgefäßen beobachteten Veränderungen wie auch die Herzbeschleunigung verursacht werden. Wenn die mit dem Wettkampf verbundene Muskeltätigkeit beginnt, setzt eine ganze Reihe miteinander verknüpfter Vorgänge ein, die alle darauf gerichtet sind, den größtmöglichen Wirkungsgrad der arbeitenden Muskeln zu gewährleisten. Die Energie für die Muskeltätigkeit wird letzten Endes durch Oxydationsprozesse geliefert, die sich im Muskel abspielen. Die Arbeitsleistung ist deshalb mit einer erheblichen Steigerung des Verbrauches von Sauerstoff und der Bildung von Kohlendioxyd in den arbeitenden Muskeln verbunden. Der Sauerstoffverbrauch kann dabei von einem Ruhewert von 300—350 ccm pro Minute bis auf 4000 ccm pro Minute ansteigen bei entsprechender Veränderung in der Kohlensäurebildung. Die erste Phase der Muskeltätigkeit verläuft anaerob und ist abhängig von der Bildung von Milchsäure. Der größte Teil der Milchsäure wird in der Erholungsphase wieder zu Glykogen aufgebaut, während ein kleiner Teil (etwa $^1/_5$) unter Bildung von Kohlensäure und Wasser verbrannt wird. Mit dem Beginn einer verstärkten Muskeltätigkeit muß also auch ein Anstieg des Kohlensäuregehaltes im Blute verbunden sein, der zum Teil von der vermehr-

ten Bildung dieser Substanz, zum Teil vom Übertritt der Milchsäure in das Blut und ihrer Neutralisation durch die Carbonate der Gewebsflüssigkeit und des Blutes herrührt. Die geringfügige Verschiebung der Wasserstoffionenkonzentration des Blutes, die hiermit verbunden ist, wirkt auf das Zentralnervensystem, besonders auf das Atemzentrum und führt dadurch zu einer Vertiefung und Beschleunigung der Atmung, so daß die Ventilation in den Lungen gerade um den Betrag gesteigert wird, der notwendig ist, das überschüssige Kohlendioxyd zu entfernen und dem um die Lungenalveolen zirkulierenden Blut die erforderliche Menge Sauerstoff zuzuführen. Die gewöhnliche Zirkulation in der Lunge eines ruhenden Tieres würde gänzlich unzureichend sein, um die Sauerstoffzufuhr zu den tätigen Muskeln auf das zehnfache zu steigern oder vielmehr um diese Sauerstoffmenge aus der Luft in den Alveolen zu absorbieren. Tatsächlich ist gezeigt worden, daß die Zunahme des Minutenvolumens, d. h. der von jedem Ventrikel ausgeworfenen Blutmenge dem gesteigerten Sauerstoffverbrauch des Gesamtorganismus direkt proportional ist. Die Zunahme des Minutenvolumens brauchte nicht notwendigerweise den Umfang der Steigerung der Sauerstoffaufnahme zu erreichen, es könnte vielmehr, wenn das Blut auf seinem Rückfluß zum Herzen den Muskel passiert, auch der Ausnützungskoeffizient des Sauerstoffs gesteigert sein. Die Steigerung des Schlagvolumens des Herzens muß von der Steigerung des Blutzuflusses zu diesem Organ abhängig sein und dieser wird durch die Pumpwirkung der an der Arbeitsleistung beteiligten Muskeln sowie der Verstärkung der Respirationsbewegungen des Brustkorbes bestimmt. Den größeren Einfluß müssen dabei die Pumpbewegungen haben, weil der größte Teil des Blutes wegen der Gefäßverengerung im Splanchnicusgebiet und in der Körperoberfläche den Muskeln zugeführt wird. Bei der Arbeitsleistung erfahren die Arteriolen und Capillaren des Muskels, vielleicht als Folge der lokalen Bildung von Stoffwechselprodukten, eine so extreme Erweiterung, daß die capilläre Blutversorgung des Muskels, wie Krogh gezeigt hat, auf das Hundertfache gesteigert sein kann. Jede Muskelkontraktion pumpt also Blut aus den blutgefüllten Muskeln in den venösen Kreislauf und damit zum Herzen.

Das Herz muß jedoch in der Lage sein, durch irgendwelche Mechanismen seine Tätigkeit, seine Energie und die Amplitude seiner Kontraktionen in wirksamer Weise dem stark vermehrten Blutvolumen anzupassen, das die Muskeln durch ihre Kontraktion in das Herz hineinpressen. Diese Anpassung ist teilweise lokaler Natur und hängt von den Eigenschaften des Herzmuskels selbst ab, teilweise aber reflektorisch und erfordert deshalb die Mitwirkung des Zentralnervensystems. Am isolierten Herzen, wie beispielsweise im Herz-Lungen-Präparat, finden wir, daß die Blutmenge, die das Herz auswirft, in sehr weiten Grenzen durch den Blutzufluß bestimmt wird. Das Herz hält die ausgeworfene Blutmenge konstant, ganz gleich wie weit der Widerstand im arteriellen Kreislauf gesteigert wird, und drückt gegen einen gleichbleibenden Widerstand dieselbe Blutmenge heraus, die ihm von den Venen zugeführt wird, ganz gleich ob diese 200 oder 2000 ccm pro Minute beträgt. Diese Vollkommenheit in der Wirkung des Herzens als Pumpe, rührt, wie ich gezeigt habe, davon her, daß die Energie jedes einzelnen Herzschlages vom Zustand der Dilatation des Herzens in der Diastole abhängt und ebenso wie beim Skelettmuskel eine Funktion der Länge der Muskelfasern ist. Gesteigerter Ausfluß als Folge gesteigerten Zuflusses oder gleichbleibender Ausfluß gegen erhöhten arteriellen Widerstand gehen stets einher mit einer Zunahme des diastolischen Volumens des Herzens. Im lebenden Tier stehen noch andere Mittel zur Erhöhung des Minutenvolumens des Herzens zur Verfügung und diese können so wirkungsvoll sein, daß das Minutenvolumen ganz beträchtlich gesteigert werden kann, ohne daß eine größere Änderung im diastolischen

Volumen des Herzens erfolgt. Bainbridge und Anrep haben gezeigt, daß eine Vermehrung des Blutzuflusses zum rechten Herzen eine reflektorische Beschleunigung des Herzschlages verursacht und daß diese Beschleunigung herbeigeführt wird teils durch Erniedrigung des Vagustonus, teils durch Reizung des sympathischen Herznerven. Es muß daran erinnert werden, daß, wenn der zuletzt erwähnte Mechanismus in Funktion gesetzt wird, eine Änderung in der Frequenz nicht nur durch die Tätigkeit des Schrittmachers, des Sinusknotens, erfolgt, sondern daß auch eine direkte Reizung der Ventrikelmuskulatur stattfindet, so daß das Herz sich unter gleichzeitiger Verminderung seines systolischen Volumens bei jedem einzelnen Schlag schneller und vollkommener kontrahiert. So kann auf der Höhe der Muskeltätigkeit das „Minutenvolumen" des Herzens um das Vier- bis Achtfache bis auf 30 l pro Minute gesteigert werden. Diese Steigerung geht einher mit einer Zunahme der Schlagfrequenz (von 60 bis auf 180) und mit einem erhöhten Schlagvolumen. Dabei kontrahiert sich das Herz wahrscheinlich innerhalb der äußersten Grenzen, die ihm einerseits durch das nicht dehnbare Pericard und anderseits durch die fast völlige Obliteration seiner Höhle gesetzt sind.

Die gesteigerte Herzarbeit hat einen stark vermehrten Sauerstoffverbrauch dieses Organs zur Folge. Wie die Skelettmuskeln so bedarf auch der Herzmuskel einer erheblichen Steigerung seiner Blutversorgung durch die Coronargefäße. Beim isolierten Organ sind die Möglichkeiten, die Blutversorgung dem wahren Bedarf anzupassen nur sehr unzureichende: der Durchfluß durch die Coronargefäße hängt aufs engste zusammen mit dem Druck in der Aorta, und er wird deshalb, wenn die Tätigkeit des Herzens eine Steigerung erfährt, infolge von Veränderungen des arteriellen Druckes im gleichen Sinne verändert. Veränderungen der Schlagfrequenz oder der diastolischen Füllung und damit des Minutenvolumens ermöglichen damit aber jede Veränderung des Durchflusses durch die Coronargefäße. [Anreps Beobachtungen am innervierten Herz-Lungen-Präparat, bei welchem die Tätigkeit der Nervenzentren durch Einschaltung eines besonderen Kreislaufes für den Kopf des Tieres aufrechterhalten wird, haben das Vorhandensein eines Reflexmechanismus erwiesen, der den Durchfluß durch die Coronargefäße dem Sauerstoffbedarf des Herzmuskels anpaßt. Beim intakten Tier wird in den Coronargefäßen durch Impulse, die über den Vagus verlaufen, ein gewisser Tonus aufrechterhalten. Verstärkte Füllung des rechten Herzens erregt die sensiblen Nervenendigungen in diesem Organ und verursacht damit eine reflektorische Hemmung der Reize, die über den Vagus zu den Coronargefäßen verlaufen und gleichzeitig eine reflektorische Reizung der sympathischen gefäßerweiternden Nerven dieser Gefäße. Der Blutdurchfluß durch das Herz wird so unter allen den Bedingungen gesteigert, unter denen vom Herzen gesteigerte Arbeit verlangt wird, ganz gleich, ob diese in einer Steigerung des arteriellen Blutdruckes oder einer Zunahme der Frequenz oder der Füllung des Herzens besteht.

Ein weiterer Mechanismus, der sowohl auf die Herzfrequenz als auch auf den Umfang seiner Kontraktionen und endlich auch auf die Zirkulation in den Coronargefäßen wirkt, ist durch die Adrenalinbildung gegeben. Wir haben gesehen, daß der mit Gemütserregung verbundene Zustand der gespannten Aufmerksamkeit ebenso wie die Reflexe vom Herzen selbst eine verstärkte Aktivität im sympathischen Nervensystem hervorrufen. Diese Aktivität wird noch ganz erheblich gesteigert, wenn durch eine Unvollkommenheit der bereits beschriebenen Anpassungsvorrichtungen eine mangelhafte Sauerstoffversorgung des Blutes und ein Zustand von Anoxämie herrscht. Ein solcher Zustand bewirkt augenblicklich auf dem Wege über die medullären Zentren und die Nn. splanchnici eine gesteigerte Ausschüttung von Adrenalin ins Blut; hierauf erfolgt eine verstärkte Gefäßverenge-

rung im Splanchnicusgebiet, mit der eine Steigerung der Frequenz des Herzens und der Stärke seiner Kontraktionen sowie eine Erweiterung der Coronargefäße ursächlich verbunden sind. Doch hat das im Kreislauf befindliche Adrenalin noch eine weitere Wirkung. Durch Mobilisierung der Kohlehydratvorräte in der Leber steigert es den Blutzucker und versorgt die arbeitenden Muskeln mit einem erhöhten Angebot an derjenigen Substanz, deren sie zur Ergänzung des bei der Kontraktion verbrauchten Glykogenvorrates bedürfen.

Im voranstehenden haben wir nur diejenigen Wege betrachtet, auf denen während der Muskelarbeit den arbeitenden Geweben des Körpers eine zur Bestreitung des gesteigerten Bedarfs ausreichende Menge von Sauerstoff und Kohlehydrat zugeführt werden kann. Noch bedeutungsvoller als die Blutversorgung der Muskeln selbst aber ist die Blutversorgung des Gehirns, des beherrschenden Organs im Körper, auf dessen vollkommener Funktion die erfolgreiche Koordination der Körperbewegungen beruht. Bei jeder äußersten Anstrengung, ob sie nun gegeben ist durch die Bedingungen, unter denen das Herz arbeitet, oder durch eine Aufgabe, die die Grenzen übersteigt, welche der Kraft der Muskulatur gesetzt sind, finden wir, daß Aufrechterhaltung der Zirkulation des Gehirns und Erneuerung seiner Sauerstoffversorgung allen anderen Koordinationen im Kreislauf des Körpers vorangehen. Verminderte Blutzufuhr zum Gehirn ruft sofort kompensatorische Verengerung der Gefäße in allen anderen Teilen des Organismus hervor, während anderseits vermehrte Durchblutung des Gehirns eine Gefäßerweiterung zur Folge hat. Die gleichen Veränderungen haben Änderungen der Herzfrequenz im Gefolge; diese ist nämlich bei verstärkter Versorgung des Gehirns mit Blut verlangsamt, bei verminderter Versorgung gesteigert. Anoxämie bewirkt, wie gezeigt, eine Ausschüttung von Adrenalin in den Kreislauf, welches, ohne direkt auf die Gehirngefäße einzuwirken, die übrigen Gefäße des Körpers so verengert, daß alles verfügbare Blut durch das Gehirn getrieben wird, bis der Sauerstoffbedarf dieses beherrschenden Organs gedeckt ist. In einem jeden Kampf, sei es nun ein Kampf ums Leben oder ein athletischer Wettstreit, macht sich ein Versagen in der Folge von Adaptationen, die wir betrachtet haben, in erster Linie in einem gestörten Ablauf der Koordinationsmechanismen des Gehirns bemerkbar. Die Muskelbewegungen werden unkoordiniert und verfehlen ihren Zweck, so daß das so beeinflußte Individuum eine Niederlage erleidet. Solange das Gehirn in gutem Funktionszustande ist, kann ein Individuum öfters die Folgen seiner muskulären Unterlegenheit abwenden, entweder durch Anwendung einer List oder durch Auffinden einer Möglichkeit, sich einer weiteren Prüfung seiner Leistungsfähigkeit zu entziehen.

Wir haben die Correlation der Tätigkeiten des Körpers bei einem Wettstreit, der eine anstrengende Muskeltätigkeit erfordert, betrachtet, weil sie sich unter diesen Bedingungen leichter feststellen und vom Untersucher messen lassen. Aber durch das ganze Leben zieht sich eine ähnliche Kette von Anpassungen: jede Anpassung des Individuums an seine Umgebung erfordert ähnliche gegeneinander ausgeglichene und miteinander verknüpfte Veränderungen der Tätigkeiten jedes einzelnen Organs des Organismus.

Bewegung und Gleichgewicht (J. I.).

Haltung und Körperstellung.

Körperstellung, Gleichgewicht und Bewegung bei Säugern.

Von

R. Magnus † und A. De Kleijn

Utrecht[1].

Zusammenfassende Darstellungen.

Duchenne, G. B.: Physiologie der Bewegungen. Übers. v. C. Wernicke. Cassel u. Berlin: Theodor Fischer 1885. — Ewald, J. R.: Physiologische Untersuchungen über das Endorgan des Nervus octavus. Wiesbaden: J. F. Bergmann 1892. — Fulton, J. F.: Muscular contraction and the reflex control of movement. Baltimore: Williams and Wilkins 1926. — Kühn, A.: Die Orientierung der Tiere im Raume. Jena: Fischer 1919. — Magnus, R. u. A. de Kleijn: Experimentelle Physiologie des Vestibularapparates bei Säugetieren mit Ausschluß des Menschen. Handb. d. Neurologie des Ohres **1**, 465. Berlin: Urban & Schwarzenberg 1923. — Magnus, R.: Körperstellung. Berlin: Julius Springer 1924 — Cameron Prize Lectures on some results of studies in the physiology of posture. Lancet **2**, 531 u. 585 (1926). — Nagel, W.: Die Lage-, Bewegungs- und Widerstandsempfindungen. Nagels Handb. d. Physiologie **3**, 734. Braunschweig: Vieweg 1905. — Rademaker, G. G. J.: On the physiology of Reflex-Standing . Proc. Akad. Wetensch. Amsterd. **30**, 796 (erscheint demnächst als: Monographie: Das Stehen, statische Reaktionen, Gleichgewichtsreaktionen und Muskeltonus, unter besonderer Berücksichtigung ihres Verhaltens bei kleinhirnlosen Tieren. Berlin: Julius Springer.) — Sherrington, C. S.: The integrative action of the nervous system. London: Constable 1906.

Einleitung.

Bei dem steten Wechsel von Ruhe und Bewegung während des Lebens eines Tieres geht jede Bewegung von einer bestimmten Stellung aus und endet in einer bestimmten Stellung, und andererseits wird jede Stellungsveränderung durch eine (aktive oder passive) Bewegung zustande gebracht. Eine Stellung kann nur dann eine Ruhestellung sein, wenn sich der Körper dabei im stabilen oder labilen Gleichgewicht befindet. Störungen des Gleichgewichtes werden durch Bewegungen ausgeglichen. So sind die drei in der Überschrift genannten Funktionen in dauernder gegenseitiger Abhängigkeit.

In diesem einleitenden Abschnitte soll eine kurze Übersicht über eine Reihe von Mechanismen gegeben werden, von welchen Körperstellung und Gleichgewicht abhängen, während Bewegungsreaktionen nur insoweit besprochen werden, als sie zu den anderen beiden Funktionen in Beziehung stehen.

Je nachdem zur Aufrechterhaltung einer bestimmten Körperstellung aktive Bewegungen und Muskelspannungen erforderlich sind oder nicht, spricht man von *aktiven* oder *passiven* Körperstellungen.

---

[1] Abgeschlossen Dez. 1926.

I. Passive Körperstellungen.

Bei höheren Tieren kommen passive Körperstellungen bei vollkommener Muskelerschlaffung und in gewissem Maße auch im Schlafe vor. Außerdem kann man sie hervorrufen, wenn man alle Sinneserregungen, welche einen richtenden Einfluß auf den Tierkörper und seine Teile ausüben, aufhebt. Welche diese Sinnesorgane sind, muß für jede Tierart besonders festgestellt werden.

Bei bestimmten Gruppen von Wirbellosen gibt es aber überhaupt keine aktiven Stellungen. Sowohl in der Luft wie im Wasser verhalten sich tote und lebende Individuen gleich.

Bethe[1] hat interessante Unterschiede im Verhalten derartiger Tiere in Medien von verändertem spezifischen Gewicht festgestellt.

A. Tiere, bei denen die Orientierung, z. B. beim Schwimmen im Wasser, allein von der Gestalt abhängt. Ist das Tier schwerer als das Medium, so dreht es sich, falls es an einem Faden aufgehängt wird, so, daß der Schwerpunkt möglichst tief zu liegen kommt und befindet sich dann im stabilen Gleichgewicht. Auch beim Fallen im luftleeren Raume orientiert sich das Tier auf diese Weise. Fällt es dagegen in Wasser (oder Luft) nach unten, so wird außerdem der Widerstand des Mediums einen richtenden Einfluß ausüben, der von der Form des Tierkörpers abhängt. Der Körper wird sich dann unter dem Einfluß dieser Widerstände so drehen, daß letztere ein Minimum erreichen. In bestimmten Fällen werden Schwere und Widerstand im gleichen Sinne wirken (z. B. beim Fallen einer halben Hohlkugel), im anderen dagegen entgegengesetzt (ein Kegel fällt im luftleeren Raume mit der Basis voran, im Wasser mit der Spitze voran). Im letzteren Falle dreht sich der Körper bzw. das Tier so, daß die Resultante der Widerstände durch den Schwerpunkt geht.

Bringt man ein derartiges Tier, das schwerer ist als Wasser, in eine Salzlösung von höherem spezifischem Gewicht, so steigt es auf und *dreht sich dabei um*; z. B. schwimmt Cyclops in Süßwasser auf dem Rücken, in Salzwasser in Bauchlage. Ephemeridenlarven, welche im Wasser in Bauchlage schwimmen, drehen sich in Salzlösung auf den Rücken, kriechen auch *unter* einer auf die Oberfläche gelegten Glasplatte so, wie sie es in gewöhnlichem Wasser auf dem Boden des Gefäßes tun würden: oben und unten sind für sie vertauscht.

B. Anders ist es bei Tieren, in deren Körper sich Massen von sehr verschiedenem spezifischem Gewicht befinden. Das beste Beispiel sind Wasserkäfer, die Luft unter den Flügeldecken haben. Diese Tiere sind leichter als Wasser. Bringt man sie in 60—70% Alkohol, so sinken sie unter, *drehen sich aber nicht um*, sondern bleiben in derselben Orientierung zur Richtung der Schwere. Dieses Verhalten bleibt auch nach Blendung bestehen. Entfernt man die Luft unter den Flügeldecken, so verhalten sich die Tiere wie diejenigen der Gruppe A, und zwar sinken sie jetzt in Wasser in Rückenlage zu Boden. Letzteres ist die der Körperform und Massenverteilung entsprechende Ruhelage, die normale Stellung des Tieres in Bauchlage ist nur die Folge des Vorhandenseins und der Anordnung der Luft.

Ein ähnliches Verhalten zeigen Culexlarven, bei denen die für die Lage ausschlaggebende Luft in den Stigmen sitzt.

In den beiden unter A und B beschriebenen Fällen verhalten sich lebende, tote und narkotisierte Tiere gleich. Es handelt sich um rein passive Körperstellungen.

Auch chloroformierte Insekten fallen in Bauchlage zu Boden. Dieses hängt zum Teil von der Gestalt der Tiere ab. Daß aber auch bei den meisten untersuchten Arten das Verhältnis von Luft und Körpersubstanz von Einfluß ist,

[1] Bethe, A.: Über die Erhaltung des Gleichgewichtes. Biol. Zbl. **14**, 95 (1894).

schließt BETHE daraus, daß sie in spezifisch schwererem Wasser in Normalstellung (und nicht in Rückenlage) nach oben steigen.

II. Aktive Körperstellungen[1].

Die im vorigen Abschnitte beschriebenen Tiere haben keine Statocysten. Ihre Orientierung wird durch Blendung nicht geändert, und beim Schwimmen oder Fliegen kann die Berührung mit dem Boden oder anderen Gegenständen keinen richtenden Einfluß ausüben.

Daß die Photoreceptoren einen richtenden Einfluß bei vielen Wirbellosen besitzen, ergibt sich aus zahlreichen Fällen von sog. „Phototaxis". Bei anderen Wirbellosen vermißte BETHE einen Einfluß der Augen auf die Körperstellung. Dagegen spielen in vielen Fällen die Statocysten eine große Rolle. Der Krebs *Mysis* sinkt *tot* in Rückenlage zu Boden, lebend hält er sich in Bauchlage in labilem Gleichgewicht; werden die Statocysten ausgeschaltet, so schwimmt er in Rückenlage, kommt er dann auf den Boden, so dreht er sich um und bewegt sich nun in Normalstellung.

Richtende Einflüsse, welche die Körperstellung beherrschen, wirken also hauptsächlich durch Vermittlung der Tangoreceptoren, der Photoreceptoren und der Statocysten bzw. der Labyrinthe. Die übrigen exteroceptiven Sinnesorgane, wie Gehör und Geruch, sind von geringerer Bedeutung. Daß die Proprioreceptoren, besonders bei den höheren Tieren, einen großen Einfluß auf die Körperstellung besitzen, wird bei eingehender Untersuchung immer deutlicher.

In den folgenden Kapiteln werden die Verhältnisse bei den einzelnen Tierstämmen und -klassen analysiert. Um einleitend zu verstehen, um was es sich handelt, sei eine Übersicht über die wichtigsten Vorgänge gegeben, welche bei den Säugetieren eine Rolle spielen.

Man unterscheidet beim Studium der Körperstellung und des Gleichgewichtes zweckmäßig das Verhalten des Tierkörpers in Ruhe und bei Bewegung. Die in Ruhelage auftretenden Reflexe und Reaktionen bezeichnet man als *statische*, diejenigen, durch welche der Körper auf aktive und passive Bewegungen reagiert, als *statokinetische*. Beide Gruppen sind nicht scharf voneinander geschieden, da häufig eine Reaktion als statokinetische beginnt, um dann in einen statischen Dauerzustand überzugehen. Aus praktischen Gründen können wir noch eine dritte Gruppe von Vorgängen als „*negative statische Reflexe*" zusammenfassen, durch welche bestimmte statische Zustände unterbrochen und aufgehoben werden, so daß Bewegungen oder passive Körperstellungen möglich werden. In vielen Fällen handelt es sich hierbei um Reflexe, welche keine statische Bedeutung besitzen, welche aber doch für die Körperstellung von Wichtigkeit sind, weil durch sie eine bestimmte Stellung geendet wird.

A. Statische Reflexe.

Als statische Reflexe bezeichnet man diejenigen aktiven reflektorischen Vorgänge, welche eine bestimmte Körperstellung bedingen, und welche durch eine bestimmte *Lage* des Körpers oder seiner Teile verursacht werden.

---

[1] Die folgende Darstellung gründet sich teilweise auf Untersuchungen, welche an Katzen und Hunden angestellt wurden, denen Dr. RADEMAKER das Kleinhirn entfernt hatte, und welche z. T. mehrere Jahre beobachtet werden konnten. Diese Tiere zeigen viele der im nachstehenden beschriebenen Reaktionen in übertriebener Weise, so daß sie an ihnen besonders gut studiert werden können. Stets wurde aber festgestellt, daß die betreffenden Reflexe auch bei normalen Tieren vorhanden sind. Für die ausführliche Darstellung s. RADEMAKER: Zitiert auf S. 29.

Hierbei werden also ausgeschlossen: 1. alle passiven Stellungen und Lagen, 2. alle Reflexe, welche nicht zu einer Körperstellung führen, 3. alle Reflexe, welche durch Lageveränderungen ausgelöst werden. Es sind typische Reflexe der Lage.

Diejenigen statischen Reflexe, welche die Spannungsverteilung in der Körpermuskulatur, die dadurch bedingte Lage der einzelnen Körperteile zueinander und die Fixierung in einzelnen Gelenken beherrschen, nennen wir *Haltungsreflexe.*

Diejenigen Reflexe, durch welche die Stellung des Gesamtkörpers zur Umgebung bedingt wird, heißen *Stellreflexe.*

Gleichgewichtsreaktionen sind solche, durch welche der Körper ins Gleichgewicht gebracht und darin erhalten wird.

Außerdem ist noch die Abhängigkeit der Bewegungen von den verschiedenen Ausgangsstellungen zu erörtern. In vielen Fällen handelt es sich hierbei um *Schaltungen.*

1. Haltungsreflexe.

Die Spannungsverteilung in der Körpermuskulatur, die Lage der einzelnen Körperteile zueinander und ihre Fixierung in den verschiedenen Gelenken wird durch eine schier unübersehbare Mannigfaltigkeit von Reflexen beherrscht. Es handelt sich dabei vielfach um außerordentlich verwickelte Vorgänge, wobei Teil- und Gesamtreaktionen ineinander greifen. Um hierin nur einigermaßen Ordnung zu bringen und die Übersichtlichkeit zu erleichtern, kann man die Haltungsreflexe einteilen nach der örtlichen Beziehung des Reizortes zum Erfolgsorgan, muß sich allerdings dabei immer des Künstlichen derartiger Trennungen bewußt bleiben.

Sind Reizort und Reaktion auf denselben Körperteil, z. B. eine Extremität beschränkt, so spricht man von *lokalen* Haltungsreflexen.

Bei den *segmentalen* Haltungsreflexen spielt sich der Vorgang innerhalb eines Körpersegmentes ab, also z. B. von einer Extremität auf die gegenseitige.

Intersegmentale Haltungsreflexe beherrschen die Beziehungen verschiedener Körpersegmente, z. B. Einfluß der Stellung der Vorderbeine auf die Hinterextremitäten.

Allgemeine Haltungsreflexe sind solche, bei welchen von einem Körperteil (z. B. vom Kopfe) aus die Spannungsverteilung der gesamten Körpermuskulatur beherrscht wird.

a) Lokale Haltungsreflexe.

Die Extremitäten der Säugetiere und des Menschen sind aus einer großen Reihe von einzelnen Teilstücken aufgebaut, die gelenkig untereinander verbunden sind und durch Muskeln bewegt werden können. Sie sind daher zu allen möglichen Bewegungen (Kämpfen, Kratzen, Scharren) geeignet, aber nicht ohne weiteres zum Stehen. Für letztere Funktion ist es nötig, daß das Glied versteift wird, um als Stütze für den Körper dienen zu können. Dieses wird durch eine Reihe von lokalen statischen Reflexen erreicht, welche ineinandergreifen und welche zusammen als *Stützreaktion* bezeichnet werden können; dieselbe ist besonders deutlich an kleinhirnlosen Hunden vorhanden (Rademaker[1]), und wurde am Vorderbein von Schoen[2] und am Hinterbein durch Pritchard[3] analysiert.

Der Hund steht (vorne und hinten) auf den Zehenballen. Dabei wird durch den Druck des Körpers das Endglied (Hand und Fuß) „statisch eingestellt“,

[1] Rademaker, G. G. J.: Zitiert auf S. 29.

[2] Schoen, R.: Die Stützreaktion. I. Mitt. Pflügers Arch. **214**, 21 (1926) — Die Stützreaktion. II. Mitt. Graphische Analyse am Vorderbein der Katze. Pflügers Arch. 214, 48.

[3] Pritchard, E. A. B.: Die Stützreaktion. III. Mitt. Graphische Analyse am Hinterbein der Katze. Pflügers Arch. **214**, 148.

wobei das Handgelenk gestreckt, das Sprunggelenk gebeugt, Finger und Zehen dorsalflexiert werden. Der auslösende Reiz für die Stützreaktion ist ein Doppelter. Erstens *proprioceptiv* durch die angegebene statische Einstellung des Endgliedes, zweitens *exteroceptiv* durch Berühren der Sohlenballen mit dem Boden. Der proprioceptive Reflex läßt sich isoliert untersuchen nach Desensibilisierung des Endgliedes, der exteroceptive bei Vermeidung aller Bewegungen in den Gelenken des Endgliedes. Legt man einen kleinhirnlosen Hund auf den Rücken mit vertikal nach oben gerichteter Schnauze, so bewirkt die leiseste Berührung der Sohlenballen des Hinterbeines kräftige tonische Streckung desselben (Magnetreaktion).

Die Lockerung der im Stütztonus befindlichen Extremität erfolgt erstens durch Aufhören der genannten proprio- und exteroceptiven Reize, wenn die Pfote den Boden nicht mehr berührt, und zweitens durch Beugung von Handgelenk, Fingern und Zehen.

Danach kann man eine positive und negative Stützreaktion unterscheiden: erstere verwandelt die bewegliche Gliedmaße in eine stützende Säule, letztere löst den Stütztonus und macht das Glied wieder frei beweglich.

Zur Auslösung der *positiven Stützreaktion* genügt die bei der statischen Einstellung des Endgliedes erfolgende Dehnung der Volar- bzw. Plantarbeuger von Hand und Fingern, Fuß und Zehen. Am Vorderbein ist Dehnung des tiefen Fingerbeugers oder eines Teiles desselben, am Hinterbeine Dehnung eines Teiles des Gastrocnemius hinreichend, um reflektorisch die statische Versteifung der Extremität auszulösen; die Sehnen aller anderen Muskeln und die sensiblen Hand- und Fußnerven können durchtrennt sein. Unterstützt wird die Stützreaktion aber durch exteroceptive Reize, welche von den Sohlen ausgehen.

Während man früher geneigt war, der anatomischen Anordnung von Gelenken und Bändern eine große statische Bedeutung zuzuschreiben, weiß man jetzt, daß den Muskeln die wichtigste Rolle bei der Stützfunktion zufällt. Stehen doch Hunde und Katzen meistens nicht auf gestreckten, sondern auf mehr oder weniger gebeugten Hinterbeinen, deren Teilstücke überhaupt nur durch eine Muskelaktion zu einer statischen Einheit zusammengefaßt werden können. Wir kennen Zustände, z. B. kurze Zeit nach Großhirnexstirpation, wo eine gute Muskelspannung vorhanden ist, die Extremität sich aber nicht durch statische Einstellung des Endgliedes versteifen läßt. Daß nach Muskelerschlaffung jede Stützfunktion fehlt, lehrt das Verhalten in tiefer Narkose.

Wichtig ist die Anordnung der sog. „zweigelenkigen" Muskeln. Sobald diese unter dem Einfluß des Zentralnervensystems in Spannung geraten, kann man durch ihre Vermittlung durch passive Bewegungen des einen Gelenkes Bewegungen im anderen hervorrufen; so bewirkt bei gespanntem Biceps brachii Streckung des Ellbogens auch Streckung der Schulter, und letztere Bewegung ruft bei gespanntem Triceps wieder Streckung des Ellbogens hervor. Derartige Anordnungen spielen bei der Fixation benachbarter Gelenke eine große Rolle. Vorbedingung hierfür ist aber die (reflektorisch hervorgerufene) Spannung der beteiligten Muskeln.

Diese und ähnliche Einrichtungen bilden also die anatomische Grundlage, auf welcher die physiologischen Vorgänge sich abspielen können.

Von großer Bedeutung für das Zustandekommen der Stützreaktion sind die „myotatischen" Reflexe von Liddell und Sherrington[1]. Diese zeigten,

[1] Liddell, E. G. T. u. C. S. Sherrington: Reflexes in response te stretch (myotatic reflexes). Proc. Soc. exper. Biol. a. Med. **96**, 212 (1924). — Further observations on myotatic reflexes. Ebenda **97**, 267 (1925). — Sherrington, C. S.: Problems of muscular receptivity. Nature (Lond.) 21. u. 28. Juni, 1924.

daß beim decerebrierten Tier Dehnung eines Streckmuskels (meist des Quadriceps) reflektorische Spannungszunahme hervorruft, welche so groß ist, daß das spannende Gewicht gerade getragen wird. Es ist ein Reflex vom gedehnten Muskel auf sich selbst. Bei der Sherringtonschen Versuchsanordnung am *decerebrierten* Tier ist der Reflex streng auf den gedehnten Muskel, sogar auf den gedehnten *Teil* eines Muskels beschränkt. Forbes, Cobb, Fulton und Liddell[1] haben die Vorstellung entwickelt, daß bei der myotatischen Reaktion immer nur ein Teil der Fasern in Kontraktion gerät, und zwar gerade soviele, als genügen, um das dehnende Gewicht zu tragen. Ermüden diese, so nehmen andere, bisher ruhende Fasern ihnen die Last ab usw., und so kommt es, daß bei statischen Leistungen zwar die einzelne Muskelfaser, nicht aber der Muskel als Ganzes ermüdet. Da beim Tragen eines Gewichtes nach dieser Ansicht nur ein Teil beansprucht wird, so ist der Rest der Fasern frei und kann daher, wenn er in Kontraktion versetzt wird, das ganze System bewegen, gerade als ob keine Last vorhanden wäre.

Die myotatische Reaktion beginnt mit einer Kontraktion, wenn der Muskel *gedehnt* wird (statokinetischer Beginn) und geht dann in einen *Zustand* erhöhter Spannung über, wenn die Dehnung konstant bestehen bleibt (statischer Dauerzustand).

Diese myotatischen Reflexe müssen beim Stehen zunächst in denjenigen Muskeln auftreten, welche bei der statischen Einstellung des Endgliedes direkt gedehnt werden, also am Hinterbeine am Gastrocnemius-Soleus (Streckmuskel) und an den Zehen*beugern*, am Vorderbein an den *Beuge*muskeln von Hand und Fingern. Schon hieraus ergibt sich, daß die Sherringtonsche Feststellung, nach welcher die myotatischen Reflexe im wesentlichen auf die Strecker beschränkt sein sollen, auf der Besonderheit einer Versuchsanordnung, vor allem der Verwendung decerebrierter Tiere beruht, bei denen bekanntlich die Strecker, nicht aber die Beuger mit überwiegenden Dauerreaktionen antworten. Beim intakten Tiere dagegen, nach Kleinhirnexstirpation, sowie am Thalamustier reagieren auch die genannten Beugergruppen auf statische Beanspruchung kräftig mit reflektorischer Spannungserhöhung.

Außer den durch statische Beanspruchung des *Endgliedes* direkt gedehnten Muskeln werden beim Stehen noch andere Muskelgruppen direkt gedehnt, so z. B. der Triceps am Vorderbein, der Quadriceps am Hinterbein. Auch diese Muskeln werden also mit myotatischen Reflexen antworten und letztere werden sich zu den im folgenden zu beschreibenden Reflexen addieren, welche vom Endgliede ausgelöst werden.

Schon hieraus ergibt sich, daß den myotatischen Reflexen des Endgliedes wohl eine wichtige, aber keineswegs eine ausschließliche Rolle bei der Stützreaktion zukommt.

Zunächst hat die von Schoen und Pritchard vorgenommene Analyse gezeigt, daß, wenn man aus der Gruppe der Beuger von Hand und Fingern eine oder mehrere Sehnen durchschneidet, so daß die zugehörigen Muskeln bei der statischen Einstellung nicht mitgedehnt werden, diese letzteren doch sich gleichzeitig mit den anderen bei der Stützreaktion kontrahieren. Dabei kann man in verschiedenen Versuchen jeden einzelnen Muskel dieser Gruppe entweder als Reizauslöser oder als ungedehnten Reaktionsmuskel verwenden. Dasselbe ließ

[1] Forbes, A.: The interpretation of spinal reflexes in terms of present knowledge of nerve conduction. Physiologic. Rev. **2**, 361 (1922). — Cobb, S.: Review on the tonus of sceletal muscle. Ebenda **5**, 518 (1925). — Fulton, I. F. u. E. G. T. Liddell: Electrical response of extensor muscles during postural (myotatic) contraction. Proc. Soc. exper. Biol. a. Med. **98**, 577 (1925).

sich für eine Hälfte des Gastrocnemius nach Längsspaltung der Achillessehne nachweisen, und zwar auch nach Desensibilisieren des Fußes. Hieraus ergibt sich, daß die Stützreaktion keineswegs auf die direkt gedehnten Muskeln des Endgliedes beschränkt ist, sondern auf die ganze Gruppe übergreift, auch wenn einzelne Teile derselben von der direkten Dehnung nicht betroffen werden, und daß die von den verschiedenen Muskeln ausgehenden proprioceptiven Erregungen sich innerhalb der ganzen Gruppe gegenseitig verstärken müssen. Der Unterschied dieser Ergebnisse mit denen von LIDDELL und SHERRINGTON beruht wahrscheinlich darauf, daß letztere an decerebrierten Tieren arbeiteten, während SCHOENS und PRITCHARDS Versuche an Thalamustieren angestellt wurden.

Wie verhalten sich nun die Antagonisten, also die Strecker von Handgelenk, Fingern und Zehen und die Beuger des Sprunggelenkes? Diese werden bei der statischen Einstellung des Endgliedes *nicht* gedehnt. Bei vielen *Bewegungen* folgen sie dem Gesetz der reziproken Innervation (SHERRINGTON); sie erschlaffen, wenn die erstgenannten Muskeln sich kontrahieren, und ziehen sich zusammen, wenn diese erschlaffen. Bei der Stützreaktion dagegen *kontrahieren* sie sich gleichzeitig mit ihren Antagonisten, so daß es zur *statischen Fixation* des Endgliedes kommt. Unter diesen Bedingungen kommt es also zur *synergistischen Kontraktion antagonistischer Muskel.* Die gegenseitige Zuordnung der Zentren im Rückenmark ist eine ganz andere beim Stehen als bei Bewegungen.

Auch der Ellbogen wird fixiert. An der Fixation gegen Beugung beteiligen sich folgende Reflexe: 1. die durch statische Beanspruchung des Endgliedes hervorgerufene Kontraktion derjenigen Finger-(und Hand-)beuger, welche am Epicondylus medialis humeri entspringen und daher den Ellbogen in Streckstellung fixieren können. 2. Tricepskontraktion reflektorisch infolge der Dehnung der Hand- und Fingerbeuger. 3. Tricepskontraktion reflektorisch infolge von Berührung der Sohle mit dem Boden. 4. Tricepskontraktion durch direkten myotatischen Reflex. 5. Tricepskontraktion reflektorisch infolge von Spannung des Biceps (s. unten). — An der Fixation des Ellbogens gegen Streckung sind folgende Reflexe beteiligt: 1. Bicepskontraktion reflektorisch infolge der Dehnung der Hand- und Fingerbeuger. 2. Bicepskontraktion reflektorisch infolge von Berührung der Sohle mit dem Boden. 3. Bicepskontraktion reflektorisch infolge von Spannung des Triceps.

Diese Aufzählung lehrt, daß es sich um das synergistische Zusammenarbeiten einer Vielheit von Reflexen handelt, wobei sich wieder Antagonisten gleichzeitig kontrahieren. Durch die große Ausdehnung des Receptionsfeldes für diese Reflexe wird der Erfolg gesichert. Nicht in allen Fällen wird die Gesamtheit der Reflexe in Tätigkeit treten. So ist bei Beugung der Schulter Stehen möglich mit schlaffem Triceps allein durch Kontraktion der am Epicondylus medialis humeri entspringenden Fingerbeuger. Interessant ist, daß in diesen Versuchen Spannung des Biceps eine reflektorische Fixationskontraktion des Triceps ergab, während in den Versuchen von LIDDELL und SHERRINGTON am decerebrierten Tier Dehnung der Beuger (des Knies) die myotatische Kontraktion der Strecker *hemmte.*

Ähnliche Verhältnisse ergaben sich beim Knie, die daher nicht im einzelnen geschildert werden sollen. Auch hier kontrahieren sich entweder *alle* Muskeln gleichzeitig oder nur ein Teil (Quadriceps und Biceps). Auch die Adductorengruppe beteiligt sich durch Kontraktion an der Stützreaktion.

Die Fixation der Schulter erfolgt erstens durch die gleichzeitige Anspannung von Biceps und Triceps (s. oben), welche unter diesen Umständen ihre oben erwähnte Tätigkeit als zweigelenkige Muskeln entfalten, und außerdem durch die Kontraktion der Schulterstrecker (vor allem des Supraspinatus, der besonders leicht auf exteroceptive Reizung der Sohle anspricht) und der Schulterbeuger.

An der Vorderextremität tritt nun außerdem beim Stehen noch die unentbehrliche muskuläre Fixation der Schulter gegen den Thorax besonders deutlich hervor, welche sowohl proprio- wie exteroceptiv vom Endgliede her ausgelöst wird. Levator scapulae und Serratus bilden einen von einer Schulter zur anderen ausgespannten Tragegurt, auf dem der Thorax ruht, während gleichzeitig durch die Rhomboidei die Scapula in der für die Aufhängung nötigen Lage fixiert wird. Dabei halten dann die Thorax-Humerus-Muskeln (Pectoralis und Latissimus) die ganze Extremität in Adductionsfixation und verhindern das seitliche Weggleiten.

Entsprechende Verhältnisse haben sich an der Hinterextremität gefunden. Außer den eigentlichen Streckmuskeln sind vor allem Peroneus, Biceps femoris, Adductoren und Tensor fasciae femoris an der Stützreaktion beteiligt, während die übrigen Muskeln (wenigstens in den Versuchen von Pritchard) nur in einem Teil der Experimente sich bei statischer Beanspruchung des Endgliedes kontrahierten. Außerdem kann aber auch auf Spannung des Quadriceps Kontraktion des Semitendinosus, Adductor longus, Biceps und Glutaeus maximus erfolgen.

Beobachtungen Rademakers[1] an kleinhirnlosen und normalen Hunden haben gezeigt, daß sich an der Stützreaktion außer den Muskeln der betreffenden Extremität noch die des Rückens und Halses beteiligen, und zwar an *beiden* Körperseiten. Dadurch greift also selbst die Stützreaktion über die Grenzen einer lokalen statischen Reaktion hinaus. Dieses zeigt deutlich, daß die oben gegebene Einteilung der Haltungsreflexe nur eine schematische ist und daß in Wirklichkeit die Reaktionen des Körpers sich nicht an diese künstlichen Grenzen halten. Die erwähnten Reaktionen der Rücken- und Halsmuskeln werden bei den intersegmentalen statischen Reaktionen besprochen.

Das Auftreten einer kräftigen Stützreaktion wird durch bestimmte Stellungen der beteiligten Extremität befördert, durch andere gehemmt. Diese Abschwächung der statischen Versteifung ist vor allem deutlich bei starker Adduction und außerdem an den Vorderbeinen bei Beugung in der Schulter.

Die Stützreaktion der Gliedmaßen paßt sich der jeweils zu tragenden Körperlast in fein geregelter Weise an, sie wird bei zunehmender Belastung verstärkt und nimmt bei Entlastung ab. Legt man langsam auf den Rücken eines Hundes einen schweren Sandsack, so sieht man fast keine Veränderung der Haltung, da die Muskeln der Extremitäten Zeit haben, durch Spannungszuwachs das Einknicken zu verhindern. Läßt man den Sack plötzlich auf den Rücken des Tieres fallen, so knickt dieses erst ein, um gleich darauf durch reflektorische Gliederstreckung die Ausgangsstellung wieder zu erreichen.

Durch die Stützreaktion wird es ermöglicht, daß die Extremitäten überhaupt eine statische Funktion ausüben können. Sie tun dieses, solange die hierfür nötigen Bedingungen andauern und ermüden dabei praktisch nicht. Sobald die statische Einstellung des Endgliedes aufhört, und die Sohle nicht mehr den Boden berührt, erschlaffen die obengenannten Muskeln und die Extremität wird für alle anderen Einflüsse freigegeben, sie nimmt die den noch übrigbleibenden inneren und äußeren Reizen entsprechende Stellung ein.

Wie bei allen wichtigen Funktionen können sich aber an dieser *negativen Stützreaktion* auch aktive Hemmungen und Entriegelungen beteiligen. Diese werden vor allem ausgelöst durch Beugung von Hand, Fingern und Zehen. Wirksam sind hierbei die proprioceptiven Erregungen, welche durch Dehnung der Hand-, Finger- und Zehenstrecker, sowie der Fußbeuger hervorgerufen werden. Hierdurch kommt es zur aktiven Hemmung der Strecker der großen

[1] Rademaker, G. G. J.: Zitiert auf S. 29.

Gelenke und der Schulterfixatoren und unter Umständen zur Kontraktion von Beugemuskeln. Gleichzeitig kommt es zur Enthemmung von Zentren im Rückenmark: rhythmische Laufbewegungen des isolierten mit dem Rückenmark verbundenen Triceps sind schwach, solange das gleichseitige Vorderbein statisch beansprucht wird, und werden lebhaft beim Beugen des Handgelenkes (SCHOEN).

Auf diese Weise wird es verständlich, wie je nach den äußeren Umständen die Extremitäten bald als bewegliches Instrument, bald als Stütze benutzt werden können, und wie durch eine Vielheit von Reflexen dafür gesorgt ist, daß diese wichtigen Funktionen auch bei Erkrankungen und Fortfall einzelner Muskeln oder Receptoren möglichst erhalten bleiben.

b) Segmentale Haltungsreflexe.

Aus dem Bau des Säugetierkörpers wird es verständlich, daß alle bisher näher untersuchten *segmentalen Haltungsreflexe* sich an den Extremitäten abspielen; an der einen findet die Reizauslösung, an der gegenseitigen der Reflexerfolg statt. Alle werden auch als Gleichgewichtsreaktionen benutzt. Sie sollen aber trotzdem hier geschildert werden, weil sie auch eintreten können, ohne daß Gleichgewichtsstörungen vorhergehen.

Unter Umständen kann sogar der einfache *gekreuzte Streckreflex* (SHERRINGTON[1]) als segmentaler Haltungsreflex Dienst tun. Wenn ein Hund aufrecht auf vier Beinen steht und durch einen schmerzhaften Reiz die eine Hinterpfote zur Beugung und längerdauernden Entfernung vom Boden veranlaßt wird, so ruht das Gewicht der hinteren Körperhälfte jetzt nicht mehr auf zwei, sondern auf einem Hinterbein. Dieses ist den gesteigerten Anforderungen gewachsen durch eine Verstärkung der Stützreaktion infolge der Zunahme der statischen Beanspruchung. Zugleich tritt aber mit dem gleichseitigen Beugereflex des gereizten Beines der gekreuzte Streckreflex auf das Standbein ein, wodurch dessen Strecktonus vermehrt wird. Dauert die Beugung des angezogenen Beines längere Zeit an, wie das nach schmerzhaften Reizen der Fall zu sein pflegt, so ist auch der gekreuzte Streckreflex eine statische Dauerreaktion.

Ein sehr anschauliches Beispiel eines segmentalen Haltungsreflexes ist die sog. „*Schunkelreaktion*". Stellt man einen Hund auf seine vier Beine, lockert mit Hilfe der negativen Stützreaktion ein, z. B. das rechte Vorderbein, und prüft fortdauernd den Widerstand gegen passive Beugung des rechten Ellbogens durch kleine Bewegungen des Unterarmes, so ist bei mittlerer Stellung des (linken vorderen) Standbeines meistens kein Widerstand zu fühlen. Wird aber der Vorderkörper des Tieres nach rechts verschoben, so tritt ein deutlicher Strecktonus im rechten Ellbogen auf, und wenn die Rechtsverschiebung des Vorderkörpers weit genug geht, wird das rechte Vorderbein aktiv gestreckt und auf den Boden gesetzt. Wird der Vorderkörper wieder zur Mittelstellung zurückbewegt, so nimmt der Strecktonus des rechten Beines ab. Die Reaktion kann unter Umständen so deutlich sein, daß sie (auch ohne Prüfung des passiven Widerstandes) sich durch abwechselnde Beugung und Streckung des frei in der Luft gehaltenen Spielbeines äußert. Derselbe Reflex läßt sich auch mit großer Deutlichkeit an den Hinterbeinen demonstrieren.

Die Reaktion ist unabhängig von Hals- und Labyrinthreflexen; sie tritt auf, wenn man den Tierkörper ganz ruhig hält und nur die Unterlage, auf welcher das Standbein aufsteht, hin und her schiebt. Der wesentliche Reiz ist die Spannung der Adductoren des Standbeines, welche bei seitlicher Verschiebung des Rumpfes eintreten muß. Das reagierende Bein kann desensibilisiert sein. Da-

[1] SHERRINGTON, C. S.: Flexion-reflex of the limb, crossed extension reflex, and reflex stepping and standing. J. of Physiol. **40**, 28 (1910).

gegen verschwindet die Reaktion nach Hinterwurzeldurchschneidung an der Seite des Standbeines.

Es ist klar, daß dieser Reflex beim Stehen auf drei bzw. einem Beine das Umfallen bei seitlicher Verschiebung verhindert und daher als (statokinetische) Gleichgewichtsreaktion verwendet wird. Beim einfachen ruhigen Stehen auf vier bzw. zwei Beinen sorgt er dafür, daß, wenn der Körper nicht genau symmetrisch oberhalb der Sohlen steht, ohne daß jedoch der Schwerpunkt außerhalb der Unterstützungsfläche liegt und ohne daß daher das Gleichgewicht gestört ist, das mehr belastete Bein mehr Strecktonus bekommt. Unter diesen Umständen wird er als statischer Haltungsreflex gebraucht. Mit seiner Hilfe können wir beim aufrechten Stehen auf zwei Beinen das Gewicht des Körpers mehr auf das eine oder andere Bein verlegen.

Die Schunkelreaktion ist nur ein Einzelfall für eine ganze Reihe von Einflüssen, welche vom Standbein auf die gegenseitige Extremität ausgeübt werden. Im allgemeinen ist bei Mittelstellung des Standbeines der Strecktonus des (*unbelasteten*) Spielbeines gering oder fehlt ganz, wenn andere streckende Einflüsse (tonische Hals- und Labyrinthreflexe usw.) ausgeschlossen werden. Auch bei mäßiger Adduction des Standbeines ändert sich hieran nichts. Starke Adduction dagegen führt zur Zunahme des Strecktonus der gekreuzten Extremität, welche unter Umständen auf den Boden aufgesetzt wird und dabei das Standbein kreuzen kann (Gleichgewichtsreaktion). Auch Verschiebungen des Körpers auf dem Standbeine nach vorne und hinten sind wirksam. Sowohl starkes Vorwärts- als Rückwärtsbewegen veranlaßt Streckung des Spielbeines. Diese Reflexe sind sowohl Gleichgewichts- als statische Haltungsreflexe und die Streckung des Spielbeines bei Vorwärtsbewegen des Körpers gegen das Standbein ist ein Teil des normalen Gehens. So kann derselbe Reflex abwechselnd als statische Haltungsreaktion oder zur Erhaltung des Gleichgewichtes oder bei der Lokomotion verwendet werden; jede schematische Einteilung der Reflexe muß also notgedrungen etwas Künstliches haben.

Ist die gekreuzte Extremität kein frei in der Luft gehaltenes Spielbein, sondern dient zum Stehen und besitzt Stütztonus, so wird dieser durch die beschriebenen segmentalen Reflexe je nach der Stellung der anderen Gliedmaßen verstärkt oder vermindert.

c) Intersegmentale Haltungsreflexe.

Daß die Stützreaktion nicht auf die statisch beanspruchte Extremität beschränkt blieb, sondern auf die Muskulatur des Stammes übergreift (Rademaker[1]), wurde schon erwähnt. Hält man z. B. einen Hund an Kopf und Schwanz in Normalstellung in der Luft, so bildet die Wirbelsäule, vor allem wenn der Rücken belastet ist, einen nach oben konkaven Bogen. Berührt man nunmehr die Sohlenballen der Hinterbeine ganz leicht mit den Fingern, so werden zugleich mit dem Auftreten der Stützreaktion der Hinterbeine sowohl Rücken wie Hals kräftig gestreckt und können selbst nach oben konvex werden. Auch Berührung *einer* Sohle ist wirksam und löst Kontraktion der *beider*seitigen Rückenmuskeln aus. — Hält man einen Hund vertikal mit dem Kopfe nach oben im Arme, so bewirkt Berührung der Sohlen der Hinterbeine Streckung des Brustteiles der Wirbelsäule und des Halses. Endet man die Berührung, so sinkt der Vorderkörper wieder nach vorne. Auch Berühren der Vorderpfoten bewirkt Streckung von Rücken und Hals.

Hierdurch wird es verständlich, daß, wenn man ein Tier auf den Boden stellt, die statische Einstellung des Endgliedes durch proprio- und exteroceptive

[1] Rademaker, G. G. J.: Zitiert auf S. 29.

Erregungen reflektorisch eine Versteifung des Rückens und Halses auslöst, die dem festen Stehen zugute kommt. Auch die statische Fixation des ganzen Oberkörpers beim Tanzen auf den Hinterbeinen ist auf diese Weise erklärlich.

Umgekehrt wirkt wieder die Stellung des Rumpfes auf den Stütztonus der Extremitäten zurück. Dorsalkonvexität von Brust- und oberer Lendenwirbelsäule verstärkt den Stütztonus, Konkavität schwächt denselben. Dagegen bewirkt Krümmung der unteren Lendenwirbelsäule samt dem Becken in dorsaler Richtung Abnahme des Stütztonus, Krümmung in ventraler Richtung dagegen Zunahme. Beugung und Streckung des caudalen Teiles des Rumpfes wirkt also umgekehrt auf den statischen Tonus der Gliedmaßen als die gleichen Stellungsänderungen in der vorderen Rumpfhälfte.

Außer den beiden beschriebenen intersegmentalen Haltungsreflexen von den Extremitäten auf den Rumpf und von dem Rumpfe auf die Extremitäten gibt es auch solche von den Vorder- auf die Hinterbeine und umgekehrt und von Teilen des Rumpfes auf den Hals.

Werden z. B. bei Rückenlage des Tieres die statisch beanspruchten Vorderbeine in der Schulter nach vorne bewegt, so nimmt der Stütztonus der Hinterbeine zu, während er absinkt, sobald die Vorderbeine in caudaler Richtung eingestellt werden.

Legt man einen Hund (mit verschlossenen Augen) in Rückenlage und dreht das Becken, während der Thorax fixiert wird, so erfolgt Drehung des Kopfes.

Stenvers[1] hat bei einem Patienten durch Drehung des Beckens (gleichsinnige) Kopfdrehung hervorrufen können.

Die angeführten Beispiele zeigen, daß die Stellung und das statische Verhalten der einzelnen Körpersegmente in gegenseitiger Wechselwirkung stehen. Wenn auch die Analyse dieser Reflexe noch nicht im einzelnen durchgeführt ist, so unterliegt es doch keinem Zweifel, daß sie in der Mehrzahl proprioceptiven Ursprunges sind und daß die Muskelspannungen in den einzelnen Körperabschnitten die Haltung und den Tonus anderer Abschnitte entscheidend beeinflussen.

d) Allgemeine Haltungsreflexe.

Es wurde bereits darauf hingewiesen, daß die in den vorigen Abschnitten beschriebenen Haltungsreflexe vielfach über die Grenzen einer Gliedmaße oder eines Körpersegmentes hinausgreifen. So kann beim Auslösen der Stützreaktion eines Hinterbeines Hebung des Kopfes auftreten. Trotzdem wird man sie nicht zu den allgemeinen Haltungsreflexen zählen wollen, weil die *Haupt*wirkung eine enger umgrenzte ist. Bei den eigentlichen *allgemeinen Haltungsreflexen* wird dagegen der Körper in seiner Gesamtheit betroffen.

Wenngleich sich derartige Reaktionen auch von anderen Körperteilen auslösen lassen, so nehmen doch die wichtigsten und kräftigsten ihren Ursprung vom vordersten Körperabschnitt, von Kopf und Hals. Im Kopfe liegen die Telereceptoren: Auge, Ohr und Geruchsorgan, durch deren Erregung bestimmte Einstellungen des Kopfes hervorgerufen werden. Die allgemeinen Haltungsreflexe[2] bewirken, daß der Körper den Stellungsänderungen des Kopfes folgt, so daß die Haltung des ganzen Tieres stets harmonisch bleibt.

---

[1] Stenvers, H. W.: Un „stellreflex" du bassin chez l'homme. Arch. néerl. Physiol. **2**, 669 (1918).

[2] Magnus, R. u. A. de Kleijn: Die Abhängigkeit des Tonus der Extremitätenmuskeln von der Körperstellung. Pflügers Arch. **145**, 445 (1912). — Weiland, W.: Hals- und Labyrinthreflexe beim Kaninchen; ihr Einfluß auf den Muskeltonus und die Stellung der Extremitäten. Ebenda **147**, 1 (1912). — Magnus, R. u. A. de Kleijn: Die Abhängigkeit des Tonus der Nackenmuskeln von der Kopfstellung. Ebenda **147**, 403 (1912). — Die Abhängigkeit der Körperstellung vom Kopfstande beim normalen Kaninchen. Ebenda **154**, 163 (1913). — S. a. Magnus, R.: Körperstellung, S. 49—146. Berlin 1924.

Wenn der Kopf seine Stellung ändert, so treten gleichzeitig Änderungen in der Lage des Kopfes in bezug auf den Raum und in bezug auf den Tierkörper auf. Die ersteren führen, sobald sich die Lage des Kopfes zur Horizontalebene ändert, zu tonischen Labyrinthreflexen, die letzteren zu tonischen Halsreflexen.

Da die wesentlichen diese Reflexe betreffenden Tatsachen in einem folgenden Abschnitt zusammengestellt sind, soll hier nur das Grundsätzliche erwähnt werden:

Die tonischen Hals- und Labyrinthreflexe lassen sich am reinsten beim decerebrierten Tier untersuchen, bei welchem die Enthirnungsstarre einen vorzüglichen Hintergrund für Tonusänderungen abgibt, die höheren Hirnteile nicht störend und verwickelnd eingreifen und Willkürbewegungen ausgeschlossen sind. Beim Affen sind sie in Narkose, beim Menschen in Fällen von Hirnerkrankung nachzuweisen. Die übrigen Säuger zeigen die Reflexe auch beim intakten Zentralnervensystem, wobei meistens die Halsreflexe leichter nachzuweisen sind als die Labyrinthreflexe.

Bei Rückenlage des Kopfes mit etwas erhobener Schnauze ist von den Labyrinthen aus der Strecktonus der vier Gliedmaßen und die Spannung der Nackenheber maximal, bei Normalstellung des Kopfes im Raum erreicht der Tonus dieser Muskeln ein relatives Minimum. Die Beugemuskeln der Extremitäten verhalten sich gerade umgekehrt. Bei den übrigen Lagen des Kopfes im Raume nimmt der Tonus der Gliedmaßen zwischenliegende Werte an. Bei Kaninchen und Katzen erstreckt sich der Einfluß der Labyrinthe auch auf die Rückenmuskeln. Die beschriebenen tonischen Einflüsse dauern so lange als der Kopf seine Lage im Raume nicht ändert. Jedes Labyrinth beeinflußt die Extremitätenmuskeln *beider* Seiten, dagegen (wenigstens beim Kaninchen) nur die Nackenmuskeln der Gegenseite[1].

Während bei den tonischen Labyrinthreflexen die vier Beine stets im selben Sinne reagieren, erfolgen unter dem Einfluß der tonischen Halsreflexe häufig gegensinnige Reaktionen. Kopfdrehen und -wenden bewirkt entgegengesetzte Tonusänderungen der rechten und linken Gliedmaßen, Kopfheben und -senken (mit Ausnahme beim Kaninchen) der Vorder- und Hinterbeine. Verschiebung der Halswurzel in ventraler Richtung bringt alle vier Beine zur Erschlaffung. Auch hier handelt es sich um Dauerreaktionen.

Wie diese beiden Gruppen von Haltungsreflexen sich für jeden einzelnen Gliederabschnitt algebraisch addieren und wie sich hieraus alle die verschiedenen im Versuch beobachteten Stellungsänderungen decerebrierter Tiere nach Änderung der Kopfstellung vollständig erklären lassen, kann hier nicht im einzelnen ausgeführt werden. Das Ergebnis ist, daß am decerebrierten Tiere bei gegebener relativer Stärke der Hals- und Labyrinthreflexe der Einfluß der Kopfstellung auf die Haltung des Körpers ein eindeutiger ist, und daß sich viele natürliche Haltungen und Stellungen intakter Tiere (mit Ausnahme von Affen) auf die Wirksamkeit dieser Reflexe zurückführen lassen.

Die tonischen Hals- und Labyrinthreflexe beeinflussen sich nicht nur gegenseitig, sondern üben auch auf die übrigen Haltungsreflexe ihre Wirkung aus. So wird z. B. das Auftreten der Stützreaktion überall da verstärkt, wo die tonischen Hals- und Labyrinthreflexe einen erhöhten Strecktonus der Glieder bedingen. Z. B. läßt sich beim Hunde in Rückenlage die Auslösung der Magnetreaktion am Hinterbein erleichtern bzw. erst ermöglichen durch Ventralbeugen des Kopfes, während bei starker Dorsalbeugung des Kopfes die Reaktion ver-

[1] Mac Nally, W. J.: Welche cervicalen Wurzeln beteiligen sich an dem Zustandekommen der Kopfdrehung nach einseitiger Labyrinthexstirpation. Pflügers Arch. **213**, 673 (1926).

hindert wird[1]. Dieses eine Beispiel genügt, um zu verdeutlichen, wie durch bestimmte Körperstellungen eine „Stützbereitschaft" der einzelnen Glieder hervorgerufen oder verhindert werden kann. Überhaupt besteht eine dauernde teils fördernde, teils hemmende Wechselwirkung zwischen den einzelnen lokalen, segmentalen und allgemeinen Haltungsreflexen.

2. Stellreflexe.

Was Stellreflexe sind, läßt sich am besten durch den Vergleich eines decerebrierten mit einem Mittelhirn- oder Thalamustier deutlich machen. Das *decerebrierte Tier* hat Enthirnungsstarre und kann daher, wenn man es auf seine vier Beine in Normalstellung hinstellt und das Umfallen verhindert, den Körper oberhalb des Bodens tragen. Gibt man ihm einen Stoß, so fällt es um und bleibt so liegen, ohne auch nur den Versuch zu machen, sich aufzurichten. Das decerebrierte Tier hat keine Stellfunktion. Das *Mittelhirn- oder Thalamustier* dagegen setzt sich, wenn es umfällt, sofort in Normalstellung auf und kann die Normalstellung gegenüber störenden Einflüssen sowie bei Stehen und Laufen aufrechterhalten. Das Mittelhirntier *stellt sich selbst.* Diejenigen Reflexe, welche diese Funktionen bedingen, heißen *Stellreflexe*[2].

Als Stellreflexe können wirken:

Labyrintherregungen. Wenn Zentrifugalkräfte ausgeschlossen sind, so erfolgt die Einstellung im Verhältnis zur *Schwerkraft* (*Labyrinthstellreflexe*).

Erregungen der Exteroceptoren, wie sie bei Berührung des Tierkörpers mit dem Boden oder anderen Körpern der Umgebung zustande kommen. Durch sie erfolgt die Einstellung des Körpers im Verhältnis zur *Berührungsfläche*, welches der horizontale (oder geneigte) Boden sein kann, bei Klettertieren aber auch eine senkrechte Wand oder die Unterfläche der Decke des Käfigs (*Körperstellreflexe*).

Erregungen der Proprioceptoren: 1. wenn beim Stehen auf dem Boden oder auch beim Klettern bestimmte Muskelspannungen hervorgerufen werden, welche die Einstellungen des Körpers zur *Berührungsfläche* bedingen (*Körperstellreflexe*); 2. wenn durch Stellreflexe zuerst nur ein Teil des Körpers eingestellt wird, z. B. der Kopf und die hierdurch ausgelösten Verdrehungen Reflexe auslösen, durch welche der übrige Körper veranlaßt wird, nachzufolgen (*Halsstellreflexe*).

Optische Erregungen, durch welche der Körper in bezug auf die gesehene Umgebung eingestellt wird. Kaninchen und Meerschweinchen haben keine optischen Stellreflexe (*optische Stellreflexe*).

Hieraus ergibt sich, daß die Stellreflexe den Körper orientieren in bezug auf die Schwerkraft, die Berührungsfläche und die optische Umgebung. Beim ruhigen Stehen und bei Bewegungen auf dem Boden werden gewöhnlich alle diese Einflüsse in demselben Sinne wirken und das Tier in die „Normalstellung" bringen. Beim Klettern aber wird die Einstellung gegen die Berührungsfläche

---

[1] Rademaker, G. G. J.: Zitiert auf S. 29.

[2] Magnus, R.: Beiträge zum Problem der Körperstellung. I. Mitt. Stellreflexe beim Zwischenhirn- und Mittelhirnkaninchen. Pflügers Arch. **163**, 405 (1916). — II. Mitt. Stellreflexe beim Kaninchen nach einseitiger Labyrinthexstirpation. Ebenda **174**, 134 (1919). — Dusser de Barenne, J. G. u. R. Magnus: III. Mitt. Die Stellreflexe bei der großhirnlosen Katze und dem großhirnlosen Hunde. Ebenda **180**, 75 (1920). — De Kleijn, A. u. R. Magnus: IV. Mitt. Optische Stellreflexe bei Hund und Katze. Ebenda **180**, 291 (1920). — Rademaker, G. G. J.: Die Bedeutung der roten Kerne und des übrigen Mittelhirns für Muskeltonus, Körperstellung und Labyrinthreflexe. Berlin: Julius Springer 1926. — S. a. R. Magnus: Körperstellung S. 195—272. Berlin 1924.

eine andere sein als die gegen die Schwerkraft, und wir beobachten meistens, daß die erstere den Sieg davonträgt. Beim Schwimmen fällt der richtende Einfluß der Berührungsfläche fort und beim Schwimmen unter Wasser auch der der Augen, so daß dann nur noch die Labyrintherregungen übrigbleiben. Ein labyrinthloses Tier unter Wasser und ohne Berührung mit einer festen Fläche ist jeder Möglichkeit beraubt, seinen Körper aktiv zur Umgebung einzustellen. Dasselbe gilt für ein geblendetes labyrinthloses Tier, das frei in der Luft gehalten wird. (Bei Kaninchen und Meerschweinchen ist es hierfür nicht nötig, die Augen zu verschließen.)

Ein Teil der oben aufgezählten Stellreflexe führt zunächst zur Einstellung des *Kopfes*. Dieses sind die Labyrinthstellreflexe, die optischen Stellreflexe und die Körperstellreflexe auf den Kopf. Die Folge der Einstellung des Kopfes ist eine Verdrehung des Halses, welche den Halsstellreflex auslöst, einen Kettenreflex, durch welchen der Körper gezwungen wird, dem Kopfe zu folgen, so daß schließlich das ganze Tier in sich selbst symmetrisch in die durch den Kopf angegebene Einstellung gebracht wird.

Außerdem findet noch eine vom Kopfe unabhängige Einstellung des Körpers gegen die Berührungsfläche statt (Körperstellreflexe auf den Körper), durch welche der Körper auch dann in Normalstellung gegen den Boden oder in die richtige Stellung zur Kletterfläche gebracht wird, wenn der Kopf anders orientiert ist.

Der richtende Einfluß der Berührungsfläche (Körperstellreflexe) durch Vermittlung von Extero- und Proprioceptoren kommt entweder durch asymmetrische Erregungen bei symmetrischer Ausgangsstellung oder durch symmetrische Erregungen bei asymmetrischer Ausgangsstellung zustande (s. unten S. 44).

Diese allgemeine Übersicht über die Stellreflexe mag hier genügen. Die Beschreibung der einzelnen Stellreflexe und ihr Zusammenarbeiten findet sich in einem späteren Abschnitt (s. unten S. 65).

Durch die Stellreflexe wird der Gesamtkörper in bezug auf die Umgebung eingestellt. Eine richtige Stellfunktion ist erst bei intaktem Mittelhirne möglich, für die optischen Stellreflexe ist die Großhirnrinde erforderlich.

Stehbereitschaft und Korrektion abnormer Gliederstellungen. Als Anhang zu den Stellreflexen sollen einige Reaktionen beschrieben werden, welche durch Vermittlung des Großhirnes zustande kommen, aber nicht den Gesamtkörper, sondern nur einzelne Teile desselben betreffen.

Zum normalen Stehen ist nicht nur ein genügender Stütztonus erforderlich, sondern das Glied muß auch vorher in die zum Stehen richtige Stellung gebracht werden, damit die Stützreaktion überhaupt ausgelöst werden kann. Diese vorbereitenden Reaktionen nennen wir „*Stehbereitschaft*“[1].

Hält man einen *großhirnlosen* Hund am Becken mit dem Kopfe nach unten in der Luft, so kann man durch Berühren der Sohlen und statische Einstellung des Endgliedes einen guten Stütztonus der Vorderbeine hervorrufen, der zum Tragen der Körperlast genügt. Senkt man das Tier so aus der Luft gegen den Tischrand, daß nur die Schnauze die Tischplatte berührt, so erträgt der Hund das ohne darauf zu reagieren, und die Vorderbeine bleiben in der Luft.

Anders ein Hund mit *intaktem Großhirn* und verschlossenen Augen. Sobald die Schnauze die Tischplatte berührt, bewegt er die Vorderbeine nach vorne und setzt die Sohlen auf den Tisch, woran sich dann eine kräftige Stützreaktion anschließt. Macht man denselben Versuch an einem Tiere, dem eine Großhirnhemisphäre (z. B. die rechte) exstirpiert ist, so reagiert nur diejenige Vorder-

[1] Rademaker, G. G. J.: Zitiert auf S. 29.

pfote (die rechte), welche noch unter Rindeneinfluß steht, während die großhirnlose linke Pfote in der Luft bleibt.

Der gleiche Versuch gelingt mit den Hinterbeinen. Zur Auslösung genügt die Berührung des Tischrandes mit der Hinterfläche der Oberschenkel oder besonders gut mit der Schwanzspitze. Sobald letztere in Berührung mit dem Tisch oder der Hand des Experimentators kommt, werden die Hinterbeine gestreckt, berühren den Boden und bekommen darauf Stütztonus. Der Reflex tritt nur dann auf, wenn die betreffende Hinterpfote in Verbindung mit der gegenseitigen Großhirnhemisphäre steht.

Die Reaktion verhält sich wie ein bedingter Reflex. Berührt man mehrmals hintereinander den Schwanz, *ohne* daß die Hinterbeine bei ihrer Streckung den Boden erreichen und ihre Stützfunktion erfüllen, so tritt der Reflex nicht mehr auf. Er läßt sich dann aber leicht wieder hervorrufen, wenn das Tier einige Male hintereinander auf die Hinterbeine gestellt wird. (Entsprechendes gilt natürlich auch für die Vorderbeine.)

Es ist begreiflich, daß die Stehbereitschaft auch durch optische Eindrücke hervorgerufen werden kann. Senkt man einen normalen Hund mit offenen Augen und dem Kopfe nach unten langsam (um Progressivreaktionen zu vermeiden) gegen den Boden, so setzt er meistens seine Pfoten, schon ehe die Schnauze den Boden berührt. Ein Hund mit nur einer Großhirnhemisphäre setzt, wenn die Augen verschlossen sind, bei Berührung der Schnauze nur die mit der Hirnrinde in Verbindung stehende Vorderpfote auf den Tisch, mit offenen Augen dagegen beide Vorderpfoten, und zwar dann auch ohne daß die Schnauze den Boden berührt. Die optische Großhirnrinde *einer* Seite genügt also zum Auslösen der Stehbereitschaft auf beiden Körperseiten.

Diese Beobachtungen zeigen, daß auch die Großhirnrinde einen aktiven Anteil an der Körperstellung nimmt. Zunächst vermittelt sie die optischen Stellreflexe, dann aber bedingt sie die Stehbereitschaft, und zwar nach den von Pawlow für höhere Großhirnreflexe aufgefundenen Regeln.

An die Stehbereitschaft schließt sich zwanglos die Berechnung der durch das Großhirn vermittelten *Korrektion abnormer Gliederstellungen* an.

Man kann bei einem Thalamustiere ohne Schwierigkeiten beim Sitzen und Stehen eine oder mehrere Pfoten mit dem Fußrücken auf den Boden setzen, ohne daß Korrektion erfolgt. Auch kann man eine Pfote längere Zeit über den Tischrand herunterhängen lassen, eine Hinterpfote beim Sitzen nach hinten klappen u. dgl. m. Man muß dabei allerdings sorgfältig darauf achten, daß die abnorme Stellung nicht „unbequem" ist, d. h. daß durch abnorme und starke proprio- und exteroceptive Erregungen nicht eine *Bewegung* hervorgerufen wird, denn dieses führt dann stets dazu, daß die betreffende Pfote wieder richtig auf den Boden aufgesetzt wird (das ist z. B. Folge der anatomischen Anordnung der zweigelenkigen Muskeln).

Letzterer Vorgang ist auch die Erklärung dafür, weshalb ein Thalamustier, trotzdem es keine Stehbereitschaft zeigt und abnorme Gliederstellungen nicht normal korrigiert, schließlich doch immer normal sitzt oder steht.

Ist das Großhirn vorhanden, so folgt stets Korrektion abnormer Gliederstellungen, und zwar auch bei kleinhirnlosen Tieren. Nach einseitigem Großhirnverlust erfolgt die Korrektion nur an der normal innervierten Körperseite.

Am leichtesten läßt sich die Störung erkennen, wenn man die Tiere auf ein Gitterdach parallel zur Richtung der Stäbe setzt. Das großhirnlose Tier läßt seine vier Beine durch die Lücken nach unten hängen, ein Tier mit rechtsseitiger Großhirnexstirpation läßt die beiden linken Beine unkorrigiert zwischen den Stäben, ein intaktes Tier sitzt stets auf dem Dache.

Ein Teil der hier geschilderten Reaktion ist der sog. *Munksche Berührungsreflex*[1], der auch an das Großhirn gebunden ist. Berührung des Hand- oder Fußrückens löst Bewegung aus, bei schwacher Reizung nur des Endgliedes, bei stärkerer Zurückziehen der ganzen Pfote, die dann nachher in richtiger Stellung auf den Boden gesetzt wird.

So sehen wir, daß auch die höchsten Hirnteile sich nachweislich am Zustandekommen der Normalstellung beteiligen.

3. Einfluß der Stellung auf die Bewegungen.

In vielen Fällen läßt sich nachweisen, daß Ausmaß und Richtung einer Bewegung nicht nur vom auslösenden Reiz, sondern auch von der Ausgangsstellung bedingt werden. Verschiedene der hierbei herrschenden Gesetzmäßigkeiten haben sich experimentell aufklären lassen[2].

Ähnlich wie v. Uexküll[3] und Jordan[4] gezeigt haben, daß in den einfachen Nervensystemen wirbelloser Tiere die Erregung zu den Zentren derjenigen Muskeln fließt, welche sich im Zustand der Dehnung befinden, läßt sich auch beim Rückenmarkshund nachweisen, daß bei gekreuzten Reflexen (z. B. dem gekreuzten Patellarreflex) die gedehnten Muskeln mit Kontraktion antworten. Bei gebeugtem Bein erfolgt daher Streckung, bei gestrecktem Beugung. Die Einstellung der Zentren wird durch die proprioceptiven Nerven des betreffenden Gliedes vermittelt und tritt auch noch nach Lähmung der Haut- und Gelenksensibilität ein; sie dauert, solange das Glied sich in der betreffenden Stellung befindet.

Auch am Schwanz der Rückenmarkskatze läßt sich dieselbe Gesetzmäßigkeit nachweisen. Reizung der Schwanzspitze bewirkt bei symmetrischen Schwanzstellungen Bewegungen, welche regellos nach verschiedenen Richtungen ausgeführt werden. Sobald jedoch der Schwanz vorher nach einer Seite abgelenkt war, schlägt er auf Reizung der Spitze immer nach der gedehnten Seite.

Dasselbe läßt sich nachweisen an den Extremitätenmuskeln der decerebrierten Katze, wenn dieselben durch tonische Hals- und Labyrinthreflexe zur Kontraktion oder Erschlaffung gebracht sind (Socin und Storm v. Leeuwen[5]). Bei erschlafften Muskeln lassen sich leichter und ausgiebiger Kontraktionen, bei kontrahierten Muskeln Hemmungen hervorrufen.

Wenn durch einseitige Labyrinthexstirpation eine Drehung des Halses und der Wirbelsäule hervorgerufen wird, und das Versuchstier dieselbe deutlich zeigt, solange es in Normalstellung am Becken frei in der Luft gehalten wird, so genügt es häufig, das Tier auf den Boden zu setzen, um die Drehung zum größten Teil verschwinden zu lassen. Die von den vier Sohlenflächen ausgehenden symmetrischen Berührungsreize finden die Zentren der Hals- und Stammesmuskulatur beider Körperseiten in verschiedener Erregbarkeit, weil die zugehörigen Muskeln einer Körperseite stärker gedehnt sind als die gegenseitigen. Die Folge ist Reflex-

[1] Munk, H.: Über die Fühlsphäre der Großhirnrinde. Berl. Akad. Sitzungsber. **36**, 679 (1892).

[2] Magnus, R.: Zur Regelung der Bewegungen durch das Zentralnervensystem. I. Mitt. Pflügers Arch. **130**, 219 (1909) — II. Mitt. Ebenda **130**, 253 (1909) — III. Mitt. Ebenda **134**, 545 (1910) — IV. Mitt. Ebenda **134**, 584 (1910). S. a. Magnus, R.: Körperstellung S. 24—48, 98—113, 271, 305. Berlin 1924.

[3] v. Uexküll, J.: Die ersten Ursachen des Rhythmus in der Tierreihe. Erg. Physiol. **3** (2), 1 (1904) — Ein Wort über die Schlangensterne. Zbl. Physiol. **23**, 1 (1909).

[4] Jordan, H.: Unters. z. Physiol. d. Nervensystems bei Pulmonaten. II. Tonus und Erregbarkeit. Pflügers Arch. **110**, 533 (1905).

[5] Socin, Ch. u. W. Storm van Leeuwen: Über den Einfluß der Kopfstellung auf phasische Extremitätenreflexe. Pflügers Arch. **159**, 251 (1914).

kontraktion der gedehnten Muskeln, welches zur Verminderung der Kopf- und Rumpfdrehung führen muß.

In den bisher geschilderten Fällen geht der richtende Einfluß von den gedehnten Muskeln selber aus. Ähnliche Wirkungen lassen sich aber auch von anderen Körperstellen her auslösen. Bringt man einen Rückenmarkshund in symmetrische Rückenlage, so kratzt auf Reiben einer Körperseite immer das gleichseitige Hinterbein. Legt man das Tier aber auf die Seite, so kratzt, gleichgültig welche Körperseite man reibt, immer das obere Bein. Das Entscheidende hierbei ist die Berührung der einen Körperseite mit dem Boden und die hierdurch bedingte einseitige Erregung der Drucksinnesorgane, und zwar an einer vom Erfolgsorgan entfernten Stelle. Die Reizschwellen für den gleichseitigen und gekreuzten Kratzreflex sind bei diesen Versuchen nicht wesentlich verschieden.

Es handelt sich bei den bisher beschriebenen Fällen darum, daß durch einen proprio- oder exteroceptiven Dauerreiz eine in das Zentralnervensystem eintretende Erregung in bestimmte Bahnen gelenkt und von anderen Bahnen ferngehalten wird (*Schaltung*).

Jede neu eingenommene Körperstellung wird zur Dehnung bestimmter Muskelgruppen und dadurch zu erhöhter Reflexerregbarkeit ihrer Zentren führen. Außerdem wird Wechsel der Körperstellung häufig andere Partien der Körperoberfläche in Berührung mit dem Boden bringen und hierdurch den Reflexerfolg bestimmter Reize ändern. Das Zentralnervensystem ändert sich ständig je nach der Lage und Haltung des Körpers und seiner Teile und kann dadurch sehr verschiedenartige Reaktionen bedingen.

Grundsätzlich verschieden von der Schaltung liegen die Verhältnisse in denjenigen Fällen, in welchen aus irgendwelchen Gründen Dauerreize, welche eigentlich eine bestimmte Haltung oder Stellung hervorrufen sollten, unwirksam geblieben sind. Dann kann unter Umständen ein ganz beliebiger indifferenter Reiz, welcher an sich niemals eine derartige Wirkung zu haben braucht, die unterbliebene Haltungs- oder Stellreaktion auslösen.

Socin und Storm van Leeuwen[1] sowie Beritoff[2] haben beim decerebrierten Tiere mit isolierten Vorderbeinmuskeln gezeigt, daß, wenn Kopfdrehen den Tonus der Versuchsmuskeln nicht ändert, Reizung eines sensiblen Nerven diejenige Reaktion hervorruft oder begünstigt, welche eigentlich die Kopfdrehung allein hätte erzeugen müssen. So kann man durch bestimmte Kopfstellungen das Auftreten von Beugereflexen, durch andere das Auftreten von Streckreflexen begünstigen. Girndt[3] konnte wahrscheinlich machen, daß die Umkehr von gekreuzten Reflexen beim Thalamustier, je nachdem sich dasselbe in Bauch- und Rückenlage befindet, auf einem derartigen Einflusse der tonischen Labyrinthreflexe beruht. Ähnliche Gesetzmäßigkeiten haben Simons[4] und Walshe[5] für den Einfluß der Kopfstellung auf die Mitbewegungen von Hemiplegikern gefunden.

Wenn ein Kaninchen kurze Zeit nach Großhirnexstirpation in reiner Seitenlage auf dem Boden liegt, so genügt häufig ein symmetrischer Reiz (Schwanzkneifen), um Drehen des Kopfes in die Normalstellung zu veranlassen. Ebenso

---

[1] Socin, Ch. u. W. Storm v. Leeuwen: Zitiert auf S. 44.

[2] Beritoff, J. S.: On the mode of origination of labyrinthine and cervical tonic reflexes and on their part in the reflex reactions of the decerebrate preparation. Quart. J. exper. Physiol. **9**, 199 (1915).

[3] Girndt, O.: Physiol. Beobachtungen an Thalamuskatzen. II. Mitt. Die phasischen Extremitätenreflexe der Thalamuskatze im akuten Versuch. Pflügers Arch. **213**, 427 (1926).

[4] Simons, A.: Kopfhaltung und Muskeltonus. Z. Neur. **80**, 499 (1923).

[5] Walshe, F. M. R.: On certain tonic and postural reflexes in hemiplegia with special reference to the so-called „associated movements". Brain **46**, 1 (1923).

kann bei einem in Seitenlage liegenden normalen Tiere schließlich jeder beliebige Reiz Aufstehen in Normalstellung veranlassen.

Kneift man bei einem in Seitenlage in der Luft gehaltenen Thalamustier, welches sich noch nicht vom Operationsshock erholt hat, das obere Vorderbein, so dreht sich der Kopf in Rückenlage. Legt man es auf den Tisch, so bewirkt derselbe Reiz häufig Drehen des Kopfes in Normalstellung, also diejenige Reaktion, welche eigentlich die Berührung mit der Tischplatte allein hätte hervorrufen müssen, aber wegen des Shocks nicht getan hat.

Man spricht in diesen Fällen davon, daß durch die betreffende Körperstellung eine Streck- oder Beuge*tendenz* in bestimmten Muskeln, eine Stell*bereitschaft* des ganzen Körpers veranlaßt sei, so daß indifferente Reize Bewegungen hervorrufen, welche der vorhergehenden Körperstellung entsprechen.

Sehr deutlich läßt sich häufig der Einfluß der Körperstellung auf die Geh- und Laufbewegungen nachweisen. Bei decerebrierten Tieren mit lebhaften Labyrinthreflexen treten in denjenigen Lagen, in welchen der Strecktonus der Gliedmaßen maximal ist, lebhafte Laufbewegungen auf, welche sofort aufhören, wenn der Körper so gelagert wird, daß der Strecktonus der Glieder sinkt. Treten bei gedrehtem oder gewendetem Kopfe Laufbewegungen auf, so macht stets das Bein mit geringerem Strecktonus den ersten Schritt. Die Analyse des Sprungreflexes beim Thalamustier[1] hat gezeigt, daß eine ganz bestimmte Stellung (mit um 60°—90° erhobenem Vorderkörper) zusammen mit der Belastung der Hinterbeine die Vorbedingung für den Sprung abgibt.

Alle diese Beispiele zeigen den entscheidenden Einfluß, den neben dem auslösenden Reize die Ausgangsstellung auf die Bewegungen besitzt.

B. Statokinetische Reflexe.

Als statokinetische Reflexe bezeichnet man diejenigen aktiven reflektorischen Vorgänge, welche eine bestimmte Körperstellung bedingen und welche durch *Bewegungen* des Körpers oder seiner Teile verursacht werden.

Hierdurch werden ausgeschlossen: 1. alle passiven Lageveränderungen, 2. alle Reflexe, welche nicht zu einer Körperstellung führen, 3. alle Reflexe, welche durch Ruhelagen ausgelöst werden.

Die Zahl der bekannten statokinetischen Reflexe ist sehr groß und bei den verschiedenen Tierklassen sehr verschieden. Trotzdem mangelt es noch an einer systematischen Durcharbeitung dieses Gebietes. Daher ist eine befriedigende Einteilung auch bisher nicht gegeben worden. Die folgende Gruppierung hat infolgedessen auch nur vorläufigen Wert.

Statokinetische Reflexe können erstens ausgelöst werden, wenn die Stellung und Lage eines Körperteiles in bezug auf den übrigen Körper geändert wird. Von den statischen Haltungsreflexen unterscheiden sie sich dadurch, daß die Reaktion verursacht wird nicht durch die Endstellung, sondern durch den Bewegungsvorgang. Sie sind daher, wenn sich kein statischer Reflex anschließt, vorübergehend.

Eine zweite Gruppe statokinetischer Reflexe tritt auf, wenn der Körper *als Ganzes* im Verhältnis zu seiner Umgebung bzw. zum Raume *verschoben wird.* Die Verschiebung kann geradlinig oder durch Drehung um eine Achse erfolgen. Man unterscheidet demgemäß *Dreh- und Progressivreaktionen.*

Statokinetische *Gleichgewichtsreaktionen* sind solche, durch welche der Körper auf Änderungen und vor allem auf Störungen seines Gleichgewichtes reagiert. Hierzu können natürlich auch Reflexe der beiden vorhergehenden Gruppen

[1] Schoen, R.: Über den Sprungreflex. Pflügers Arch. **213**, 171 (1926).

dienen, so daß eine scharfe Scheidung nicht möglich ist. Die Bedeutung der Gleichgewichtserhaltung für das Tier rechtfertigt aber die gesonderte Untersuchung aller Gleichgewichtsreaktionen.

Aus einem ähnlichen Grunde empfiehlt es sich, diejenigen statokinetischen Reflexe, welche bei der Lokomotion auftreten und die Stellung und Haltung beim Gehen, Laufen, Springen, Klettern usw. bedingen, besonders als *statokinetische Lokomotionsreflexe* zusammenzufassen.

1. Statokinetische Reflexe auf Stellungsänderungen eines Körperteiles.

Jeder myotatische Reflex beginnt mit einer statokinetischen Phase. Der *Vorgang* der Dehnung eines Muskels veranlaßt eine Spannungszunahme in diesem Muskel. Hieran schließt sich dann der statische *Zustand*, in welchem die erhöhte Spannung dauernd unterhalten wird. Daß die Muskeldehnung auch andere Muskeln desselben Gliedes reflektorisch beeinflußt, wurde oben schon für den Fall der Stützreaktion gezeigt. Das Übergreifen derartiger proprioceptiver Reflexe auf andere Körperteile kann man schon beim Rückenmarkshunde sehen, bei welchem passive Beugung eines Knies Streckung des gekreuzten Hinterbeines hervorruft.

Eine Reihe hierher gehöriger Beobachtungen ist schon auf S. 38 bei Schilderung der intersegmentalen Haltungsreflexe beschrieben. Bewegungen der Wirbelsäule in ihrer vorderen oder hinteren Hälfte verstärken oder hemmen den Stütztonus der Extremitäten. Stellungsänderungen der Vorderbeine wirken auf den Stütztonus der Hinterbeine und umgekehrt. Drehung des Beckens führt zu Kopfdrehung u. dgl. m. Eine Schilderung dieser Reflexe im einzelnen würde den Rahmen dieser Einleitung überschreiten. Wichtig ist nur die Erkenntnis, daß jede Änderung der Stellung und Lage eines Körperteiles Änderungen der Muskelspannungen und der Lage in anderen Körperteilen hervorrufen kann und daß die hierbei auftretenden Bewegungen zu neuen Stellungen führen, welche dann häufig statisch andauern.

Die Auslösung dieser Reflexe erfolgt vorwiegend durch Vermittlung der Proprioceptoren.

2. Statokinetische Reflexe auf Verschiebungen des Gesamtkörpers.

Diese Reflexe treten auf sowohl wenn sich der Körper zur Umgebung als wenn sich die Umgebung zum Körper verschiebt.

a) Sie können erstens ausgelöst werden, wenn der Körper am Boden verschoben wird oder wenn ein Tier durch Schwimmen seine Lage im Verhältnis zum umgebenden Wasser ändert, unter Umständen auch, wenn der Körper sich gegen Luftwiderstand (starken Gegenwind) einstellen muß. Als Auslösungsstellen dienen die exteroceptiven Sinnesorgane der Körperoberfläche, in manchen Fällen auch die Proprioceptoren (wenn es n. l. dabei zu Haltungsänderungen einzelner Körperteile kommt).

b) Zweitens können die Augen derartige Reaktionen vermitteln[1]. Bekannt ist, daß man bei vielen Tierarten (Amphibien, Reptilien, Vögeln, den höheren Säugern) beim Studium der Bogengangsreaktionen die Augen zu verschließen hat, um nicht durch optische Reflexe gestört zu werden. Dasselbe erreicht man, wenn man das Versuchstier in einen geschlossenen undurchsichtigen Raum (Käfig) bringt, der die Bewegung des Tierkörpers mitmacht, so daß bei der Verschiebung die optischen Bilder ihre Lage auf den beiden Netzhäuten nicht ändern. Ein doppelseitig labyrinthloser Affe mit verschlossenen Augen zeigt beim Drehen

[1] Vgl. M. H. Fischer: Dieses Handbuch **11**, 797ff.

keine Kopfbewegungen, welche bei offenen Augen dagegen häufig zu beobachten sind. Bei geradliniger Bewegung nach unten werden bei offenen Augen kurz vor dem Erreichen des Bodens die Hände gespreizt, was nach Augenverschluß niemals auftritt. Bekannt ist beim Menschen der lebhafte optische „Eisenbahn"-nystagmus, welcher dadurch zustande kommt, daß die Augen den sich (scheinbar) bewegenden Gegenständen folgen und zwischendurch immer wieder in die Ruhestellung zurückspringen. Auch die optischen statokinetischen Reflexe werden sowohl bei Verschiebungen des Körpers zur Umgebung als auch der Umgebung zum Körper ausgelöst.

c) Die dritte und weitaus am meisten studierte Gruppe von Reflexen ist labyrinthären Ursprunges[1]. Sie werden ausgelöst durch Drehungen und geradlinige Progressivbewegungen. Nach Abschleuderung der Otolithenmembranen beim Meerschweinchen sind beide Bewegungsformen noch wirksam. Es handelt sich also um Bogengangsreflexe. Inwieweit bei den verschiedenen hierher gehörigen Reaktionen auch Otolithenerregungen mitspielen, ist noch nicht vollständig zu übersehen.

α) Bei den Drehreaktionen beteiligen sich Augen, Kopf, Rumpf und Gliedmaßen. Bei Drehungen in der Horizontalebene um die Dorsoventralachse reagieren *während* der Drehung Kopf und Augen so, daß die optische Bilder sich möglichst wenig verschieben. Zwischendurch springen während der schnellen Phase des Nystagmus beide gegen die Normalstellung zurück, worauf wieder eine neue langsame Drehreaktion beginnt. Nach dem Aufhören des Drehens kehrt sich die Richtung der Drehreaktion und des Nystagmus um. Entsprechende Drehreaktionen mit Nystagmus treten auch bei Drehungen um die anderen Körperachsen (z. B. die bitemporale und die nasooccipitale) und in anderen Ebenen auf.

An die Kopfdrehreaktion schließen sich sekundäre tonische Halsreflexe und Halsstellreflexe, vielleicht auch direkte Bogengangseinflüsse auf die Rumpfmuskulatur, welche dazu führen, daß der ganze Körper sich wendet oder dreht. Häufig erfolgen dann auch Schritte mit dem Ergebnis, daß der Tierkörper auf der Drehscheibe seine Richtung im Raume wie ein Kompaß beibehält.

Auch direkte Bogengangsreflexe auf die Extremitäten sind beim Frosch (Dusser de Barenne[2]), Kaninchen (Grahe[3]) und Affen nachgewiesen worden.

Für alle Einzelheiten sei auf Bd. XI dieses Handbuches verwiesen.

β) An den Reaktionen auf Progressivbewegungen[4] beteiligen sich Kopf, Rumpf und Gliedmaßen. Die Kopfreaktion läßt sich am besten beim Hunde studieren. Die Gliedmaßen treten u. a. in Tätigkeit bei der Liftreaktion: Bewegt man ein auf einem Brett sitzendes Tier vertikal nach oben, so erfolgt im Beginn Beugung, nach dem Aufhören der Bewegung Streckung der Beine. Bei Bewegung nach unten werden die Beine anfangs gestreckt, nachher gebeugt. Ferner bei der sog. „Sprungbereitschaft". Hält man ein Tier in Hängelage mit dem Kopf nach unten und bewegt es vertikal nach unten, so strecken sich die Vorderbeine, die Zehen werden gespreizt und die ganze Extremität wird darauf eingestellt, das Gewicht des Körpers beim Auftreffen auf den Grund abzufangen. Umgekehrt gehen in Hängelage mit Kopf oben die Hinterbeine in die Anfangs-

[1] S. Literatur bei M. H. Fischer: Dieses Handb. **11**, 797. — Magnus, R. u. A. de Kleijn: Ebenda S. 868.

[2] Dusser de Barenne, J. G.: Über eine neue Form von vestibulären Reflexen beim Frosch. Psychiatr. Bl. (holl.) (Feestbundel Winkler) **1918**.

[3] Grahe, K.: Bogengangsreflexe auf die Extremitäten beim Kaninchen. Pflügers Arch. **204**, 421 (1924) — Z. Hals- usw. Heilk. **10** (Kongreßbericht), 141 (1924).

[4] Kleijn, A. de u. R. Magnus: Labyrinthreflexe auf Progressivbewegungen. Pflügers Arch. **186**, 39 (1921).

stellung. Ein entsprechender Reflex ist bei Vögeln vorhanden (Landungsreaktion von GROEBBELS[1]).

Ähnlich wie das oben für den durch das Großhirn vermittelten Reflex der „Stehbereitschaft" geschildert wurde, werden durch den mit sehr kurzer Latenz erfolgenden labyrinthären Reflex der Sprungbereitschaft die Extremitäten in diejenige Stellung gebracht, daß sich nach dem Auftreffen auf dem Boden sofort die Stützreaktion anschließen kann.

Labyrinthlose Tiere, welche herunterfallen oder fehlspringen, schlagen mit einem hörbaren Knall mit Kopf oder Rumpf auf den Boden, weil ihnen die Sprungbereitschaft fehlt. Labyrinthlose Katzen lernen allmählich unter Benutzung der *Augen* wieder springen.

3. Gleichgewichtsreaktionen.

Gleichgewichtsreaktionen können sowohl als statische als auch als statokinetische Reflexe auftreten. Beide Formen gehen häufig ohne scharfe Grenze ineinander über. Es wurde daher die Besprechung des Gleichgewichtes in dem Abschnitt über statische Reflexe unterlassen und bis hierher aufgespart, um beide Gruppen hier gemeinsam zu erörtern.

Bei RADEMAKERS Untersuchungen[2] an klein- und großhirnlosen Hunden kamen eine große Zahl von Reflexen und Reaktionen zur Beobachtung, welche für die Gleichgewichtsfunktion benutzt werden. Trotzdem bei der Niederschrift dieser Übersicht die Untersuchung noch keineswegs abgeschlossen ist, so sollen doch einige der gefundenen Tatsachen hier aufgeführt werden, da eine systematische Analyse der gesamten Gleichgewichtsfunktion der höheren Tiere oder des Menschen unseres Wissens bisher noch nicht vorgenommen worden ist.

Gleichgewichtsreaktionen können auftreten:

1. Beim Übergang von einer Gleichgewichtslage in die andere (z. B. beim Übergang vom Liegen zum Stehen und umgekehrt).

2. Beim Erhalten des Gleichgewichtes. Das gewöhnliche „Stehen" im labilen Gleichgewicht setzt eine ganze Reihe von Reflexen voraus, welche das Umfallen verhindern und z. B. beim Stehen des Menschen auf einem Beine deutlich zutage treten. Vor allem aber treten lebhafte Reflexe in Tätigkeit, wenn das Gleichgewicht gegenüber einer von außen einwirkenden Kraft erhalten werden muß, also z. B. bei langsamen oder schnellen Verschiebungen des Körpers.

3. Bei Wiederherstellung des Gleichgewichtes, wenn die Schwerlinie außerhalb der Unterstützungsfläche fällt.

Als Gleichgewichtsreaktionen werden beim Stehen u. a. folgende benutzt:

a) Einfache Spannungszunahme der Muskeln bei wechselnder Belastung, ohne daß der betreffende Körperteil dabei seine Stellung ändert (z. B. Zunahme des Stütztonus des einen Beines, wenn das andere gehoben wird).

b) Streckung und Beugung, Ab- und Adduction einer oder mehrerer Gliedmaßen, ohne daß diese auf dem Boden versetzt werden.

c) Versetzen der Extremitäten auf dem Boden.

d) Änderung der Stellung von Kopf und Hals, Krümmung und Drehung des Rumpfes.

Beim Schwimmen, Fliegen, Springen usw. sind natürlich entsprechende Gleichgewichtsreaktionen zu beobachten.

Zahlreiche der in den vorhergehenden Abschnitten beschriebenen Reflexe können auch als Gleichgewichtsreaktionen Dienst tun; z. B. die *Stellreflexe*,

[1] GROEBBELS, F.: Die Lage- und Bewegungsreflexe der Vögel. I. Mitt. Z. Biol. **76**, 83 (1922).

[2] RADEMAKER, G. G. J.: Zitiert auf S. 29.

wenn die Ausgangslage eine „Nichtgleichgewichtslage" ist, oder wenn Aufsitzen aus Seitenlage erfolgt.

Ebenso lassen sich viele Haltungsreflexe von dem Gesichtspunkt der Gleichgewichtserhaltung aus betrachten. Ein gutes Beispiel ist das Verhalten des in Normalstellung stehenden Tierkörpers beim Kopfwenden. Wird der Kopf nach links gewendet und dadurch der Schwerpunkt der vorderen Körperhälfte nach dieser Seite hin verschoben, so nimmt der Tonus des linken Vorderbeines zu, welches dadurch zum Standbein wird (während das rechte Vorderbein verminderten Tonus bekommt und bei anschließenden Gehbewegungen den ersten Schritt macht). An die Wendung des Halses schließt sich die Wendung des Rumpfes, welcher nach links konkav wird. Da das linke Vorderbein als Standbein die Achse des Vorderkörpers abgibt, wird der Körper nach rechts hinübergedrückt und dadurch das Gleichgewicht erhalten werden.

Sehr fein reagieren Hunde durch Versetzen einer Pfote, wenn man letztere beim stehenden Tier seitlich (lateral- oder medialwärts) verschiebt. Sie wird dann durch einen kurzen, schnellen Schritt wieder in die Ausgangsstellung gebracht, so daß kein Umfallen des Tieres erfolgt, auch wenn zwei Pfoten gleichzeitig verschoben werden.

Wird ein Hinterbein spontan (wie beim Urinieren) oder auf Reiz hochgezogen, so dreht sich gleichzeitig das Becken, so daß das Umfallen des Hinterkörpers vermieden wird.

Schon oben (S. 37) wurde auf die Bedeutung der „Schunkelreaktion" als Gleichgewichtsreflex hingewiesen. Steht ein Mensch auf dem linken Beine und wird plötzlich nach rechts verschoben, so streckt sich das rechte Bein und verhindert den Sturz. Derselbe Reflex läßt sich beim Hunde an den Vorder- und Hinterbeinen nachweisen. Er erfolgt auch noch prompt nach Fortnahme des Groß- und Kleinhirns. Wird bei einem auf dem linken Vorder- oder Hinterbein stehenden Hunde der Körper *stark* nach links verschoben, so erfolgt ebenfalls Streckung der betreffenden rechten Gliedmaße, welche dann häufig das linke Standbein kreuzend auf den Boden gesetzt wird. Auch durch diesen Reflex wird das Umfallen verhindert. Verschiebt man den auf einem Vorderbein stehenden Körper nach vorne, so streckt sich das gekreuzte Bein und wird in der Schulter nach vorne bewegt. Verschiebt man den Körper *stark* nach hinten, so erfolgt an der Gegenseite ebenfalls Streckung des Beines, welches nun aber in der Schulter mehr nach hinten gerichtet wird. Alle diese Reaktionen dienen der Aufrechterhaltung des Gleichgewichtes.

Faßt man alle diese Beobachtungen zusammen, so ergibt sich, daß bei Mittelstellung oder leichter Adduction des Standbeines die Extremität der anderen Seite ceteris paribus den geringsten Strecktonus besitzt, daß dagegen Abduction des Standbeines oder Streckung nach rückwärts sowie starke Adduction und starke Streckung nach vorne eine Erhöhung des Strecktonus im Spielbeine hervorruft, welche sich entweder als Zunahme eines vorhandenen Stütztonus oder als aktive Streckung äußern kann.

Der Reiz geht (wenigstens im Falle der Seitwärtsverschiebung) hauptsächlich von den bei der Verschiebung gedehnten Muskeln des Standbeines aus.

Setzt man die Seitwärtsverschiebung über längere Strecken fort, so erfolgt ein abwechselndes Strecken des in der Bewegungsrichtung vorangehenden Beines in Abduction und ein Kreuzen des anderen Beines, so daß ein seitliches Gehen zustande kommt. So sieht man fließende Übergänge zwischen Gleichgewichtsreaktionen und Lokomotionsbewegungen.

Bei der Schunkelreaktion handelt es sich um einen Reflex vom „Standbein" auf das „Spielbein". Die im nachfolgenden zu schildernden Reflexe spielen

sich dagegen am Standbein selber ab. Hält man einen Hund so, daß der Vorderkörper nur von *einem* auf dem Boden stehenden Vorderbeine getragen wird, und verschiebt man den Körper nach vorne, so läßt der Stütztonus des Standbeines nach, und dieses macht dann einen Schritt nach vorne. Die Bewegung erfolgt so schnell, daß Vorderkörper und Kopf nicht auf den Boden aufschlagen, sondern schon vorher abgefangen werden. Eine entsprechende Reaktion erfolgt, wenn man den Körper lateralwärts in der Richtung nach dem Standbein zu verschiebt. Dann wird ein Schritt nach außen gemacht. Beim Verschieben des Vorderkörpers nach hinten oder medialwärts ist der Reflex weniger lebhaft und kann ganz fehlen. Entsprechendes ist an den Hinterbeinen zu beobachten. Hier tritt der Reflex bei Verschieben des Körpers nach vorne, hinten und lateralwärts auf. Bei Verschiebung medialwärts (in bezug auf das Standbein) ist die Reaktion weniger gut. Alle diese Reflexe sind auch nach Verschluß der Augen zu beobachten. Besonders lebhaft sind sie bei kleinhirnlosen Hunden. Sie lassen sich auch auslösen, wenn man die Unterlage, auf der das Standbein steht, in bezug auf den Tierkörper verschiebt, wie sich das besonders leicht auf der Drehscheibe ausführen läßt. Man kann dann die Geschwindigkeit der Scheibe ändern, und dadurch die Schnelligkeit und Promptheit der Reaktion studieren. Es gelingt dem Tiere, selbst bei großer Drehgeschwindigkeit das Gleichgewicht zu erhalten und ein Fallen des Vorder- oder Hinterkörpers zu verhindern.

Macht man den Versuch, einen (normalen oder kleinhirnlosen) Hund aus der Normalstellung durch Drehen des Kopfes in wechselnder Richtung zum Umfallen zu bringen, so gelingt das nicht, weil sehr kräftige Gleichgewichtsreaktionen auftreten. Diese bestehen aus Entgegenstemmen der Extremitäten, Drehungen und Wendungen der Wirbelsäule, Versetzen der Pfoten u. dgl. m. Auch beim Stoßen und Zerren nach vorne, hinten (am Schwanz) und seitlich treten sofortige Korrektionsbewegungen auf, und es ist erstaunlich, wie Katzen und Hunde selbst gegenüber kräftigen Stößen das Gleichgewicht erhalten können. Selbst unter erschwerenden Bedingungen, z. B. auf einer schnell rotierenden Drehscheibe, können sie nur schwer zum Umfallen gebracht werden.

Ein sehr verwickeltes Zusammenarbeiten von Reflexen ergibt sich bei der Gleichgewichtserhaltung auf der schiefen Ebene. Außer den Labyrinthen beteiligen sich hieran die Augen, die Proprio- und Exteroceptoren. Ein labyrinthloser Hund mit verschlossenen Augen kann auf einem schrägstehenden Brett das Gleichgewicht noch erhalten. Stellt man ein derartiges Tier zuerst auf die horiziontale Tischplatte und übt mit einem um die Körpermitte geschlungenen Handtuch einen Zug in seitlicher Richtung (z. B. nach rechts) aus, so reagiert das Tier hierauf mit Streckung und Abduction der rechten Extremitäten, während die linken weniger Tonus bekommen. Gleichzeitig krümmt sich der Körper und wird gegen die Zugrichtung konkav. Verschiebt man den Körper des Tieres nach hinten, so strecken und stemmen sich die Hinterbeine, auf Verschiebung nach vorne folgt dieselbe Reaktion an den Vorderbeinen.

Stellt man nun das Tier auf ein kippbares Brett mit der Wirbelsäule parallel zur Drehungsachse und neigt das Brett (z. B. vom Tier aus gesehen nach rechts), so würde, wenn keine Reaktionsbewegungen auftreten, der Tierkörper nach rechts umfallen, gerade so wie im vorher beschriebenen Falle des seitlichen Zuges auf horizontaler Standfläche. Die Beobachtung lehrt, daß das Tier in genau derselben Weise reagiert, die rechten Beine (auf der „Talseite") werden gestreckt, abduziert und stemmen sich gegen das Heruntergleiten, die linken werden mehr gebeugt, und der Körper wird gegen die Talseite konkav. Man kann den Reflex besonders gut beobachten, wenn man das Tier während der Neigung von hinten her betrachtet.

Steht das Tier mit der Wirbelsäule senkrecht zur Drehungsachse des Brettes und senkt man das Schwanzende, so werden die Hinterbeine gestreckt, die Vorderbeine mehr gebeugt, und der ganze Tierkörper schiebt sich nach vorne. Wird das Schwanzende gehoben, so strecken sich die Vorderbeine, die Hinterbeine werden mehr gebeugt, und der Körper wird nach hinten verschoben.

In allen diesen Fällen wird erreicht, daß der Schwerpunkt über der Unterstützungsfläche bleibt und daß der Körper möglichst horizontal steht. Letzteres gelingt vor allem bei seitlicher Neigung des Brettes.

Wenn nun außerdem noch die Labyrinthe intakt sind, so werden noch vestibuläre statische und statokinetische Reaktionen ausgelöst. Die ersteren kann man isoliert studieren, wenn man alle schnellen Bewegungen vermeidet und nur auf Dauerstellungen achtet. Es handelt sich hierbei im wesentlichen um Labyrinthstellreflexe mit anschließenden tonischen Halsreflexen und Halsstellreflexen. Hebt man das Kopfende des Brettes, so bleibt durch Labyrinthstellreflex der Kopf in seiner Normalstellung im Raume stehen, und es kommt daher zur Ventralbeugung des Kopfes, was zur Beugung der Vorder- und Streckung der Hinterbeine führt. Bei gesenktem Kopfende des Brettes ist der Kopf dorsal gebeugt, und durch sekundäre Halsreflexe der Rücken lordotisch, die Vorderbeine gestreckt und die Hinterbeine gebeugt. Bei seitlicher Neigung des Brettes bleibt der Kopf in Normalstellung stehen und wird (solange der Körper sich noch nicht durch die oben geschilderten proprioceptiven Reflexe eingestellt hat) der Hals gedreht. Dieses führt dann zur Streckung der Beine auf der Talseite und Beugung auf der Bergseite.

Wie man sieht, haben diese von den Labyrinthen ausgehenden Lagereflexe ganz ähnliche Stellungen zur Folge wie die zuerst geschilderten proprioceptiven Reaktionen. Beide Einflüsse werden sich also gegenseitig verstärken und ergänzen. Hierzu kommen nun bei *schnellen* Neigungen des Brettes noch statokinetische Bogengangsreaktionen. Diese letzteren sind von Tait und MacNally[1] beim Frosch näher studiert. Dabei ergab sich, daß, wenn man von der Normalstellung des Tieres bei horizontalem Brette ausgeht und letzteres nach vorne, hinten oder seitlich neigt, der Tierkörper infolge von Bogengangsreflexen durch schnelle Bewegungen genau in diejenigen Stellungen gebracht wird, in welchen er dann auf die Dauer mit Hilfe der bisher beschriebenen statischen Reaktionen festgehalten wird. Man findet hier also ein ähnliches Zusammenarbeiten von Bogengängen und statischen Sinnesorganen (Otolithen und Proprioceptoren), wie es sich bei den Augen hat feststellen lassen (s. unten S. 63).

Die große Bedeutung dieser statokinetischen Reaktionen für das Gleichgewicht erkennt man, wenn man einen labyrinthlosen Hund auf ein Neigungsbrett setzt und dieses *schnell* bewegt; das Tier wird — häufig mit Überschlagen — heruntergeschleudert, während ein normales Tier ruhig sitzen bleibt. Das gleiche zeigen labyrinthlose Taubstumme (Tait)[2].

An letzteren kann man auch die Bedeutung der *Augen* für die Gleichgewichtserhaltung auf der schiefen Ebene demonstrieren. Mit offenen Augen und breitbeinig stehend können derartige Patienten bei langsamer Neigung des Brettes die Balance halten, während sie mit geschlossenen Augen umfallen[2].

Trotz der Unvollständigkeit dieser Übersicht ersieht man, daß das Gleichgewicht des Körpers abhängt von einer großen Mannigfaltigkeit der verschieden-

[1] Tait, J. u. W. J. Mac Nally: Rotation and acceleration experiments, mainly on frogs. Amer. J. Physiol. **75**, 140 (1925) — Ablation experiments on the labyrinths of the frog. Ebenda S. 155.

[2] Tait, J.: Ablation experiments on the labyrinths of frogs. The laryngoscope (St. Louis). October 1926.

artigsten Reflexe, deren Zentren in verschiedener Höhe des Zentralnervensystems liegen und welche in fein abgestufter Weise ineinander greifen. Die Gleichgewichtserhaltung ist bei vielen Tieren angeboren. Vom menschlichen Kinde wird sie teilweise *erlernt*, um nachher unbewußt und automatisch abzulaufen. Auch der Erwachsene kann in ähnlicher Weise noch neue Gleichgewichtsreaktionen erlernen (beim Schlittschuhlaufen, Radfahren usw.).

4. Statokinetische Lokomotionsreflexe.

Bei den verschiedenen Formen der Ortsbewegung, bei denen die Gliedmaßen abwechselnd eine Stütztätigkeit entfalten müssen und in eine neue Lage zur Umgebung gebracht werden, treten natürlich rhythmisch wiederholte statische und statokinetische Reflexe auf, durch welche die *Gliedmaßen* befähigt werden, die Körperlast zu tragen und fortzuschieben. Damit das aber möglich ist und damit die Extremitäten auch zwischendurch richtig bewegt werden können, ist es notwendig, daß der übrige Körper eine feste Form und Versteifung bekommt. Beim Gehen auf zwei Beinen ist die aufrechte Haltung der Wirbelsäule, die Normalstellung des Kopfes, die Gleichgewichtserhaltung des Oberkörpers usw. mindestens ebenso wichtig, wie die rhythmischen Bewegungen der Beine. Was hierüber im einzelnen bekannt ist, gehört in den Abschnitt über die spezielle Bewegungslehre des Gehens. Hier soll nur darauf verwiesen werden, daß statische und statokinetische Reflexe am Zustandekommen der Gehbewegungen wesentlich mitbeteiligt sind und häufig die Präzision derartiger Bewegungen, wie z. B. beim Springen u. a. überhaupt erst ermöglichen.

C. Einstellung der Sinnesorgane zur Umgebung.

In den vorhergehenden Abschnitten wurde u. a. gezeigt, wie die verschiedenen Sinnesorgane den Körper im Verhältnis zur Umgebung einstellen. Hierdurch werden nun umgekehrt wieder die *Sinnesorgane* in bestimmte Lagebeziehungen zur Umgebung gebracht. Auf diese Weise gewinnen die die Körperstellung beherrschenden Reflexe eine große Bedeutung für die durch die Sinnesorgane vermittelten räumlichen Wahrnehmungen[1].

Dadurch, daß sich im Hirnstamm ein subcortical gelegener und demnach dem direkten Willenseinfluß entzogener nervöser Apparat für die Stellreflexe befindet, der den Körper, wenn er durch aktive oder passive Bewegungen aus der Normalstellung entfernt ist, wieder in dieselbe zurückbringt, werden auch jedesmal die Sinnesorgane (z. B. die der Hautoberfläche) in die „normale" Orientierung zur Außenwelt gebracht. Hierdurch wird es möglich, mit Hilfe der „Lokalzeichen" der Sinnesorgane eine gerichtete Vorstellung von den uns umgebenden räumlich angeordneten Gegenständen zu bekommen. Mit anderen Worten: die Stellreflexe bringen eine „Primärstellung" der Sinnesorgane zur Außenwelt zustande. Jede Abweichung von der Primärstellung bedingt ihrerseits wieder Sinneserregungen, welche entweder reflektorisch den Körper zur Primärstellung zurückführen oder dem Zentralnervensystem die veränderte Einstellung anzeigen, worauf dann eine veränderte Deutung der Lokalzeichen erfolgt.

Letzteres tritt z. B. ein, wenn man in (z. B. rechter) Seitenlage sich das Nachbild eines Fensterkreuzes erzeugt und sich dann auf die linke Seite legt. Man kann es durch Kopfbewegungen leicht einrichten, daß das Nachbild wieder vertikal, aber auf dem Kopfe steht, während man doch die Gegenstände des Zimmers richtig stehen sieht. Die Raumwerte der Netzhaut haben sich also

---

[1] Magnus, R.: Het physiologische a priori. — Werken v. h. genootschap ter bevordering v. Natuur-, Genees- en Heelkunde te Amsterdam. 2e Serie, Bd. 11, S. 521. 1926.

um 180° gedreht, und in beiden Seitenlagen bilden sich vertikal stehende und als vertikal erkannte Linien auf einem Netzhautmeridian ab, der bei aufrechter Körperstellung (ganz oder annähernd) horizontale Linien wahrzunehmen hat. Diese vollständige Verschiebung der Raumwerte der Netzhaut bei Normalstand und Seitenlage wird wohl hauptsächlich durch von den Otolithen und von den Drucksinnesorganen der Körperoberfläche ausgehende Erregungen zustande kommen.

Hierzu gehört auch die unten ausführlich zu schildernde Regelung der Augenstellung bei Tieren mit seitlich stehenden Augen, bei denen die Augen ihre gegenseitigen Stellungen nicht optisch kontrollieren können, weil die Gesichtsfelder sich nicht oder nur zum kleinen Teile decken. Bei Kaninchen wird durch das Zusammenwirken von Labyrinth- und Halsreflexen bei Änderungen der Kopfstellung, welche das physiologische Maß nicht überschreiten, die Stellung der Augen zur Umwelt konstant erhalten, und Bogengangsreflexe sorgen dafür, daß dieses auch bei schnellen Bewegungen erfolgt. So brauchen sich bei diesen Tieren die Raumwerte der Netzhaut bei ihren gewöhnlichen Bewegungen und Stellungsänderungen nicht zu verschieben, und das Problem der richtigen Raumwahrnehmung ist durch Änderung der Augenstellung gelöst, im Gegensatz zum Menschen, bei welchem dieser Mechanismus zurücktritt, während die Raumwerte der Netzhaut variabel werden.

Ähnliche Beziehungen ergeben sich für die anderen Sinnesorgane, welche der Raumwahrnehmung dienen.

Aus dem Gesagten folgt, daß den bei der Körperstellung und -haltung beteiligten Sinneserregungen und Reflexen eine sehr wichtige Rolle bei dem Zustandekommen einer richtigen räumlichen Orientierung zukommt.

Wir bekommen auf diese Weise erst die korrekte Grundlage für eine Deutung unserer Sinnesempfindungen in Beziehung zum Raume. In der Mehrzahl der Fälle geschieht dieses durch die Tätigkeit unbewußt arbeitender, subcortical angeordneter Reflexapparate.

Haltung und Stellung bei Säugern.

Von

R. Magnus † und A. De Kleijn

Utrecht.

I. Tonische Labyrinthreflexe auf die Körpermuskeln; tonische Halsreflexe auf die Körpermuskeln; Zusammenwirken beider[1].

A. Tonische Labyrinthreflexe auf die Körpermuskeln.

In einem vorigen Abschnitt dieses Handbuches wurden die tonischen Labyrinthreflexe auf die Körpermuskeln genauer beschrieben. Sie lassen sich am besten untersuchen bei decerebrierten Tieren, indem man durch Eingipsen des Kopfes samt dem Vorderkörper alle Halsbewegungen unmöglich macht. Die tonischen Labyrinthreflexe werden dadurch ausgelöst, daß der Kopf eine bestimmte Lage im Raume einnimmt. Sie verschwinden nach doppelseitiger Labyrinthexstirpation, und beim Meerschweinchen nach Abschleuderung der Otolithenmembranen. Es gibt nur *eine* Lage des Kopfes im Raume, bei welcher der Tonus der Streckmuskeln in allen Extremitäten maximal, und *eine* Lage, wobei derselbe minimal ist. In allen übrigen Lagen des Kopfes nimmt der Tonus der Streckmuskeln Zwischenwerte an. Die Maximumstellung ist bei allen Säugetieren ungefähr die Rückenlage des Kopfes mit etwa 45° gegen die Horizontale gehobener Schnauze, während die Minimumstellung um 180° davon verschieden ist. Die Beugemuskeln verhalten sich genau umgekehrt wie die Streckmuskeln: Minimumstellung bei Rückenlage des Kopfes, wobei der Strecktonus maximal ist und umgekehrt. Nach einseitiger Labyrinthexstirpation bleiben die tonischen Labyrinthreflexe auf die Extremitätenmuskeln auch betreffs der Maximum- und Minimumstellung in der gleichen Weise bestehen; ein Labyrinth genügt also, um den Extremitätentonus auf beiden Körperseiten zu beeinflussen.

B. Tonische Halsreflexe auf die Körpermuskeln.

Wenn man bei einem normalen Tier dem Kopf eine andere Lage im Raume gibt, so ändert sich dabei nicht allein die Lage des Kopfes im Raume, sondern auch die Stellung des Kopfes zum Rumpf. Es hat sich nun herausgestellt, daß durch diese Veränderung der Stellung des Kopfes gegen den Rumpf ebenfalls tonische Reflexe ausgelöst werden. Diese tonischen Halsreflexe lassen sich isoliert untersuchen, wenn man vorher bei den Versuchstieren beide Labyrinthe exstirpiert. Auch treten nur Halsreflexe auf, wenn man den Kopf in der Weise in eine andere Lage bringt, daß sein Neigungswinkel gegen die Horizontal-

[1] Pflügers Arch. **145**, 455 (1912); **147**. 403 (1912); **193**, 396 (1922). Weiland, W.: Hals- und Labyrinthreflexe beim Kaninchen usw. Ebenda **147**, 1 (1912).

ebene unverändert bleibt. Sie verschwinden, wenn die Hinterwurzeln der vier obersten Halssegmente durchschnitten werden, bleiben jedoch bestehen in den Extremitäten, deren zugehörige Hinterwurzeln durchtrennt sind. Auch die Halsreflexe sind Reflexe der Lage und dauern so lange, als die betreffende Kopfstellung beibehalten wird. Die Latenzzeiten für die Halsreflexe sind am decerebrierten Tier meistens kürzer als für die tonischen Labyrinthreflexe und schwanken zwischen $^1/_3$ und 6 Sekunden (für die Labyrinthreflexe $^1/_3$—23 Sekunden). Beim intakten Tier können die Latenzen viel kürzer sein.

Im Gegensatz zu den tonischen Labyrinthreflexen beeinflussen die tonischen Halsreflexe die verschiedenen Extremitäten meist gegensinnig. Auf Drehen und Wenden des Kopfes reagieren die Extremitäten der rechten und linken Körperseite, auf Kopfheben und -senken die Vorder- und Hinterbeine gegensinnig. Bei Kopfdrehen und -wenden tritt Tonuszunahme ein in *den* Extremitäten, zu denen die Schnauze gewendet ist, und Tonusabnahme in *den* Extremitäten, nach denen der Schädel gerichtet ist. Meist reagieren die Hinterbeine deutlich schwächer. Bei Kopfheben sieht man bei Meerschweinchen[1], Katzen, Hunden und Affen eine Zunahme des Strecktonus in den Vorderbeinen und eine Abnahme in den Hinterbeinen; bei Kopfsenken eine Zunahme des Strecktonus in den Hinterbeinen und eine Abnahme in den Vorderbeinen. Bei Kaninchen reagieren die Hinterbeine im gleichen Sinne wie die Vorderbeine[2]. Gleichsinnig reagieren nur *alle* vier Extremitäten, wenn man die untersten Halswirbel in ventraler Richtung verschiebt. In diesem Falle tritt eine Tonusabnahme aller vier Beine, besonders der Vorderbeine auf (Vertebra-prominens-Reflex).

C. Kombination von tonischen Hals- und Labyrinthreflexen auf die Körpermuskeln. Zusammenwirken beider.

Es bleibt nun die Frage zu beantworten, auf welche Weise die tonischen Labyrinth- und Halsreflexe sich bei verschiedenen Stellungsänderungen des Kopfes superponieren. Durch genaue Analyse bei verschiedenen Kopfstellungen hat sich herausgestellt, daß der kombinierte Einfluß von Hals- und Labyrinthreflexen der algebraischen Summe der isolierten Einflüsse von beiden Reflexen entspricht. Wohl gibt es verschiedene Stellungsänderungen, wobei nur tonische Halsreflexe ausgelöst werden. Es sind die schon oben erwähnten, wobei der Kopf (d. h. die Labyrinthe) seinen Neigungswinkel gegen die Horizontalebene nicht ändert. So sieht man z. B. in Normalstellung oder Rückenlage des Kopfes bei Wenden, in der Lage „Kopf unten" und „Kopf oben" bei Drehen und in den beiden Seitenlagen bei Kopfheben und -senken nur tonische Halsreflexe und *keine* tonischen Labyrinthreflexe. Abgesehen hiervon sind die Labyrinthreflexe und Halsreflexe auch bei verschiedenen Individuen derselben Art sehr verschieden stark ausgeprägt. Es gibt Tiere, bei welchen die tonischen Labyrinthreflexe, und wieder andere, bei welchen die tonischen Halsreflexe an Stärke überwiegen, während auch bei vielen Tieren beide Reflexformen gleich stark zum Ausdruck kommen. Bei allen gilt aber, daß der Einfluß der Labyrinthreflexe und der Einfluß der Halsreflexe sich einfach addieren oder subtrahieren.

Hieraus ergibt sich aber von selbst, daß nicht nur ein und dieselbe Kopfbewegung bei verschiedenen Lagen ganz verschiedene Reflexe auslösen muß, sondern auch, daß bei derselben Lage die Wirkung ganz verschieden ausfallen

[1] Brown F. Graham: Studies in the Physiology of the nervous system. Quart. J. exper. Physiol. **4**, 273 (1911).

[2] Weiland, W.: Hals- und Labyrinthreflexe beim Kaninchen usw. Pflügers Arch. **147**, 1 (1912).

muß, je nachdem bei den Versuchstieren die Labyrinth- oder die Halsreflexe überwiegen oder beide gleich stark entwickelt sind. Ein Beispiel möge dieses veranschaulichen:

Wird der Kopf in der Lage „Hängelage Kopf oben", wobei die Schnauze senkrecht nach oben steht, um die Achse Schnauze—Hinterhauptsloch gedreht, so können keine Labyrinthreflexe auftreten, da die Neigung der Labyrinthe zur Horizontalebene sich nicht verändert. Demnach wird immer ein und derselbe Halsreflex auftreten: Man sieht eine Tonuszunahme in den Extremitäten zu denen die *Schnauze* gewendet wird (Kieferbeine), eine Tonusabnahme in den Extremitäten, nach denen der Schädel gerichtet ist (Schädelbeine). Ganz anders verhält es sich, wenn man dieselbe Bewegung um die Achse: Schnauze—Hinterhauptsloch in Rückenlage des Tieres ausführt. In dieser Lage befinden sich die Labyrinthe ungefähr in der Maximumstellung für den Strecktonus der Extremitäten. Wird nun aus dieser Lage der Kopf nach links oder rechts gedreht, so wird die Lage der Labyrinthe stets mehr nach der Minimumstellung verschoben. Unter dem Einfluß der tonischen Labyrinthreflexe nimmt also der vorher starke Strecktonus in den Extremitäten gleichmäßig ab. Die tonischen Halsreflexe haben, wie oben erwähnt, eine Tonuszunahme in den Kieferbeinen, eine Tonusabnahme in den Schädelbeinen zur Folge. In Wirklichkeit wirken nun beide Einflüsse gleichzeitig ein. Für die Schädelbeine ist der Erfolg immer derselbe: sowohl von den Labyrinthen als vom Halse aus wird eine Tonusabnahme hervorgerufen. Von den Kieferbeinen ist nie vorher zu sagen, was geschehen wird. Die tonischen Labyrinthreflexe bewirken eine tonische Abnahme, die tonischen Halsreflexe eine Tonuszunahme. Sind beide gleich stark, so wird keine Veränderung auftreten, sind die Halsreflexe stärker, so wird der schon erhebliche Strecktonus womöglich noch stärker werden, sind dagegen die Labyrinthreflexe stärker, so wird der Tonus sinken. Bei einer gegebenen Stärke der Labyrinth- und Halsreflexe ist aber beim decerebrierten Tier für jede einzelne Stellung des Kopfes die Spannungsverteilung in der Extremitätenmuskulatur eindeutig bestimmt.

Socin und Storm van Leeuwen[1] und Beritoff[2] haben gezeigt, daß durch eine bestimmte Stellung des Kopfes nicht nur eine bestimmte Spannungsverteilung in der Extremitätenmuskulatur ausgelöst, sondern auch ein deutlicher Einfluß auf ihre Reflexerregbarkeit ausgeübt wird. Die Stellung des Kopfes beeinflußt die später ausgelösten Erregungs- und Hemmungsreflexe nach bestimmten Regeln, wobei es einen Unterschied macht, ob es infolge der Änderung der Kopfstellung zu sichtbaren Veränderungen in den Extremitätenmuskeln gekommen ist oder nicht. Im ersteren Falle konnte festgestellt werden, daß beim gestreckten Beine reflektorische Hemmungen des Strecktonus leicht, reflektorische Erregungen dagegen schwer auszulösen waren. Beim gebeugten Bein war es gerade umgekehrt: hier war eine reflektorische Streckung leicht, eine reflektorische Beugung schwer zu erzielen. Auf indifferente Reize treten bei verschiedener Kopfstellung und geeigneter Reizstärke oft umgekehrte Reflexe auf. Waren also die Extremitäten infolge der Kopfstellung gestreckt, so folgte eine Beugung, und umgekehrt bei gebeugten Extremitäten eine Streckung.

Dagegen konnte in Fällen, wobei durch Änderung der Kopfstellung keine sichtbaren Tonusänderungen aufgetreten waren, doch der Einfluß dieser veränderten Kopfstellung durch später ausgelöste Reflexe nachgewiesen werden.

---

[1] Socin, Ch. u. Storm v. Leeuwen, W.: Über den Einfluß der Körperstellung auf phasische Extremitätenreflexe. Pflügers Arch. **159**, 251 (1914).

[2] Beritoff, S. J.: On the mode of origination of labyrinthine and cervical tonic reflexes etc. Quart. J. exper. Physiol. **9**, 199 (1915).

Die Zentren der betreffenden Extremitäten waren durch die bestimmte Kopfstellung sozusagen entweder in eine „Streck- oder Beugebereitschaft" gebracht worden, so daß durch beliebige sensible Reize nun die Streckung oder Beugung manifest wurde.

Die tonischen Hals- und Labyrinthreflexe beeinflussen auch das Auftreten und den Verlauf der Laufbewegungen. Diese treten nur dann in einer Extremität auf, wenn diese einen gewissen Grad von Tonus besitzt. So läßt es sich erklären, daß es bei Tieren, welche hauptsächlich nur über Labyrinthreflexe verfügen, sehr oft gelingt, durch eine bestimmte Kopfstellung, bei welcher die Extremitäten gestreckt werden, Laufbewegungen auszulösen und dieselben bei einer anderen Kopfstellung, bei welcher der Tonus in den Extremitäten abnimmt, sofort zu hemmen. Ferner gilt die Regel, daß, wenn beim Auftreten von Laufbewegungen das eine Vorderbein gestreckt, das andere gebeugt oder weniger gestreckt ist, immer das weniger gestreckte Bein den ersten Schritt ausführt.

Nicht nur bei decerebrierten, sondern auch bei vielen normalen Tieren können tonische Hals- und Labyrinthreflexe nachgewiesen werden. Dieselben spielen auch im täglichen Leben eine Rolle. Bei normalen Kaninchen und Meerschweinchen gelingt es in den meisten Fällen durch passive Änderung der Kopfstellung tonische Hals- und manchmal auch tonische Labyrinthreflexe auszulösen. Für die Beobachtung der bei aktiven Kopfbewegungen auftretenden Reflexe eignen sich besonders die eleganten Bewegungen der Katze. Je höher man aber in der Tierreihe aufsteigt, desto schwieriger ist es, durch passive Kopfbewegungen die Reflexe hervorzurufen oder sie bei den aktiven Kopfbewegungen des Tieres zu beobachten, so daß bei Affen schon immer eine Narkose erforderlich ist, wenn man am intakten Tier die Hals- und Labyrinthreflexe untersuchen will.

Wie normale Tiere, z. B. Katzen, beim freien Gehen und Stehen sehr häufig Kopfbewegungen ausführen, welche von denselben Stellungen und Tonusänderungen der Glieder gefolgt werden, wie sie oben am decerebrierten Tiere beschrieben sind, möge in den folgenden Beispielen veranschaulicht werden.

Wenn eine Katze auf dem Boden steht und den Kopf senkt, um aus einer Schüssel zu trinken, so wird durch kombinierte Hals- und Labyrinthreflexe der Strecktonus der Vorderbeine vermindert, der Vorderkörper des Tieres nähert sich dem Boden, so daß die Schnauze die Schüssel erreicht. Die Hals- und Labyrinthreflexe üben auf die Hinterbeine eine entgegengesetzte Wirkung aus, so daß hierdurch nur geringe Änderungen auftreten. Auf Heben des Kopfes dagegen werden sowohl von den Labyrinthen als von den Halsreflexen aus die Vorderbeine gestreckt. Die Hinterbeine werden bei geringerem Heben des Kopfes meist nur wenig beeinflußt, dagegen bei stärkerer Hebung und dadurch Überwiegung der Halsreflexe gebeugt, und das Tier bekommt die typische sitzende Stellung mit hochaufgerichtetem Vorderkörper und Kopf.

Die Wirkung des Vertebra-prominens-Reflex kann man sehr deutlich beobachten, wenn eine Katze unter einen Schrank kriechen will. Das Tier legt den Kopf und den vorderen Teil des Halses platt auf den Boden, ohne die Ebene der Mundspalte gegen die Horizontale zu neigen. Dadurch wird in der Gegend der unteren Halswirbel die Wirbelsäule in ventraler Richtung gegen den Rumpf verschoben und der genannte Reflex ausgelöst. Die Vorderbeine werden stark, die Hinterbeine etwas weniger gebeugt, der Rumpf des Tieres liegt hierdurch, besonders vorne, platt auf dem Boden, und das Tier kann unter den Schrank kriechen. Auch wenn das Tier nach der Seite laufen will und den Kopf wendet, treten die tonischen Halsreflexe in Wirkung (s. oben S. 50). Findet die Wendung z. B. nach rechts statt, so bekommt das rechte Vorderbein vermehrten Strecktonus, wirkt der durch die Kopfwendung verursachten Schwerpunkts-

verlegung entgegen und ist jetzt imstande, die Last des Kopfes zu tragen. Das linke Vorderbein bekommt verminderten Strecktonus, wird entlastet und macht immer, wenn das Tier anfängt zu laufen, den ersten Schritt.

An all diesen Beispielen sieht man, daß immer der Kopf führt und die Glieder sekundär folgen.

II. Kompensatorische Augenstellungen.

A. Tonische Labyrinthreflexe auf die Augen[1].

Wenn man die tonischen Labyrinthreflexe auf die Augen isoliert untersuchen will, muß man genau darauf achten, daß man tonische Halsreflexe, Bogengangsreflexe und optische Reflexe ganz ausschaltet. Die tonischen Halsreflexe auf die Augen können am einfachsten dadurch eliminiert werden, daß man während der Versuche die Stellung des Kopfes in bezug auf den Rumpf nicht ändert. Die Wirkung von Bogengangsreflexen kann man ausschalten, indem man nach Erreichung jeder neuen Stellung des Kopfes im Raume vor der Messung der Augenablenkung so lange wartet, bis eventuelle Bogengangsreize verschwunden sind, oder indem man die verschiedenen Kopflagen von entgegengesetzten Seiten erreicht, weil auf diese Weise etwaige Bogengangsreflexe einander entgegengesetzt sind. Bei Tieren mit seitwärts gerichteten Augen spielen optische Reflexe keine oder nur eine geringe Rolle (Fleisch[2]), bei Tieren mit frontalgestellten Augen dagegen sind die tonischen Labyrinthreflexe auf die Augen durch die stets wechselnden optischen Einstellungen an normalen Tieren kaum zu prüfen. Bei letzteren sind Narkose oder Großhirnexstirpation notwendig, um wenigstens qualitative Bestimmungen machen zu können. Die physiologische Rolle der Labyrinthreflexe auf die Augen ist übrigens bei diesen Tieren sehr gering, während dieselbe bei Tieren mit seitwärtsgestellten Augen, wie sich unten zeigen wird, eine sehr bedeutende ist. Wie in Band XI dieses Handbuches ausführlich beschrieben wurde, hat die Untersuchung der tonischen Labyrinthreflexe auf die Augen bei Tieren mit seitwärts gestellten Augen zu den folgenden Ergebnissen geführt:

a) Jeder Stellung des Kopfes im Raume entspricht auch eine bestimmte Stellung der Augen in der Orbita.

b) Wenn der Kopf von einer Stellung in eine andere gebracht wird, so erfolgt die dementsprechende Stellungsänderung der Augen in der Orbita entweder mittels Raddrehungen oder mittels vertikalen Bewegungen oder durch eine Kombination dieser beiden. Für die Seitwärtsbewegungen in der Richtung der Lidspalte konnte keine *Gesetzmäßigkeit* nachgewiesen werden. (Dieses letztere gelang auch Benjamins[3] nicht bei seinen Versuchen mit Fischen).

c) Im allgemeinen kann gesagt werden, daß wenn der Kopf von der Normalstellung aus in eine andere gebracht wird, das Auge seine neue Stellung in der Orbita durch eine Bewegung in einer solchen Richtung erreicht, daß seine Stellung im Raume möglichst unverändert bleibt. Doch bleibt die Stellung im Raume bei Veränderung der Kopfstellung nur teilweise beibehalten, wenn die Augen nur unter dem Einfluß der tonischen Labyrinthreflexe stehen. Früher (Bd. XI) konnte dieses an der Hand von Kurven, welche die Resultate einer quantitativen Untersuchung veranschaulichten, genauer gezeigt werden.

---

[1] v. d. Hoeve, J. u. A. de Kleijn: Tonische Labyrinthreflexe auf die Augen. Pflügers Arch. **169**, 241 (1917).

[2] Fleisch, A.: Tonische Labyrinthreflexe auf die Augenstellung. Pflügers Arch. **194**, 554 (1922).

[3] Benjamins. C. E.: Contribution à la connaissance des réflexes toniques des muscles de l'œil. Arch. néerl. Physiol. **2**, 5 (1918).

Daß es sich bei obengenannten Reflexen tatsächlich um Labyrinthreflexe handelt, geht daraus hervor, daß sie nach doppelseitiger Labyrinthexstirpation und bei Meerschweinchen nach Abschleuderung der Otolithenmembranen vollkommen verschwinden.

B. Tonische Halsreflexe auf die Augen[1].

Derartige Reflexe wurden 1906 zuerst von Bárány[2] beschrieben. In einer Versuchsreihe an Kaninchen konnte er zeigen, daß tonische Reflexe auf die Augen nicht nur auftreten, wenn die Stellung des Kopfes im Raume geändert wird, sondern ebenfalls, wenn man bei fixiertem Kopf die Stellung des Rumpfes in bezug auf den Kopf ändert. Eine exakte Analyse war bei diesen Versuchen jedoch nicht möglich, da sich herausstellte, daß die Reflexe nicht konstant, und z. B. ganz verschieden waren, je nachdem die Rumpfbewegungen bei verschiedenen Stellungen des Kopfes im Raume ausgeführt wurden. Bárány experimentierte an normalen Kaninchen mit intakten Labyrinthen und bekam, wie unten gezeigt werden wird, die Resultante von dem doppelten Einfluß der tonischen Labyrinth- und der tonischen Halsreflexe auf die Augen. Augenbewegungen, ausgelöst von *genau denselben* Halsreflexen, können nämlich ganz verschieden ausfallen, wenn diese Reflexe einwirken auf Augen, welche infolge von tonischen Labyrinthreflexen schon (je nach der Stellung des Kopfes im Raume) eine andere als ihre ursprüngliche Stellung in der Orbita eingenommen haben. Führt man dagegen die Rumpfbewegungen nicht bei intakten Tieren, sondern bei Tieren mit doppelseitiger Labyrinthexstirpation aus, so sieht man, daß die Stellung des Kopfes im Raume auf den Verlauf der tonischen Halsreflexe keinerlei Einfluß mehr ausübt. Bei verschiedenen Stellungen werden dann stets dieselben Reflexe gefunden:

1. Bei Drehung des Rumpfes um seine dorso-ventrale Achse begeben sich die Augen durch Bewegungen in der Richtung der Lidspalte in ihre neue Stellung in der Orbita. Das Auge, nach dessen Seite der Rumpf bewegt wird, geht nach der Nase zu, das andere Auge nach der Seite des Ohres. Im Gegensatz zu den tonischen Labyrinthreflexen kann man also einen gesetzmäßigen Einfluß von tonischen Halsreflexen auf Horizontalabweichungen der Augen nachweisen.

2. Bei Drehung des Rumpfes um seine Längsachse treten Vertikalbewegungen der Augen auf. Das Auge, nach dessen Seite der Rücken des Tieres gedreht wird, geht nach unten, das andere nach oben.

3. Raddrehungen der Augen treten auf bei Drehung des Rumpfes um seine Frontalachse. Bei Drehung des Rumpfes nach dem Scheitel rollen beide Augen mit dem obersten Pol in der Richtung zur Nase; bei Drehung nach dem Unterkiefer rollen sie mit dem obersten Pol in der Richtung zum Ohre.

Auch bei diesen tonischen Reflexen auf die Augen findet man wieder, daß jeder bestimmten Stellung des Kopfes zum Rumpfe auch eine bestimmte Stellung der Augen in der Orbita entspricht. Schon Bárány hat die Vermutung ausgesprochen, daß es sich bei obengenannten Reflexen um Halsreflexe handle. Wegen technischer Schwierigkeiten konnte der wirkliche Beweis von ihm nicht geliefert werden. Durchschneidung der sensiblen Wurzeln der Nn. cervicales stößt bei Kaninchen auf Schwierigkeiten. Bei Cervicalis 1 und 2 gelingt es noch ziemlich leicht, ohne Blutung die Durchschneidung durchzuführen. Die Durchschneidung von Cervicalis 3 muß jedoch im Wirbelkanal gemacht werden, und die Blutung ist, wenigstens bei uneröffneter Dura, dabei so heftig, daß die Versuchstiere

[1] Pflügers Arch. **186**, 82 (1921).

[2] Bárány, R.: Augenbewegungen durch Thoraxbewegungen ausgelöst. Zbl. Physiol. **20**, 298 (1907).

meistens schon während der Operation eingehen. Es hat sich aber herausgestellt, daß es Kaninchen gibt, bei welchen nach Durchschneidung der sensiblen Wurzeln der Nn. cervicales 1 und 2 die tonischen Halsreflexe auf die Augen vollkommen verschwinden. In den meisten Fällen jedoch bleiben dieselben nach dieser Durchschneidung noch, wiewohl sehr geschwächt, bestehen. Hieraus kann also geschlossen werden, daß die zentripetalen Fasern für den Reflexbogen der tonischen Halsreflexe auf die Augen hauptsächlich und bei einigen Kaninchen ausschließlich durch die sensiblen Wurzeln der Nn. cervicales 1 und 2 verlaufen, während bei anderen Kaninchen auch noch die sensiblen Wurzeln des N. cervicalis 3 eine schwache Rolle spielen.

Um die Einflüsse der tonischen Labyrinth- und tonischen Halsreflexe auf die Augen besser vergleichen zu können, ist es zweckmäßig, die letzteren in der Weise zu untersuchen, daß man statt bei fixiertem Kopf Rumpfbewegungen auszuführen, bei labyrinthlosen Kaninchen bei fixiertem Rumpf dem Kopf verschiedene Stellungen im Raume gibt. Macht man die Untersuchung in dieser Weise, so findet man für die tonischen Halsreflexe auf die Augen genau dasselbe, was früher bei den tonischen Labyrinthreflexen beschrieben wurde.

Wenn man den Kopf von der Normalstellung aus in eine andere Stellung bringt, so bekommt auch bei labyrinthlosen Tieren das Auge seine neue Stellung in der Orbita durch eine Bewegung in einer solchen Richtung, daß es seine Stellung im Raume beizubehalten sucht.

Die tonischen Halsreflexe auf die Augen sind jedoch viel schwächer als die tonischen Labyrinthreflexe, so daß durch den ausschließlichen Einfluß der Halsreflexe eine unveränderte Stellung der Augen im Raume noch weniger beibehalten wird, als durch den isolierten Einfluß der tonischen Labyrinthreflexe.

Wie dieses dagegen bei normalen Tieren durch die *Kombination* von Hals- und Labyrinthreflexen gelingt, wird im nächsten Abschnitt gezeigt werden.

C. Kombination von tonischen Hals- und Labyrinthreflexen auf die Augen. Zusammenwirkung derselben[1].

Bárány fand, daß, wenn man den Kopf von Kaninchen fixiert und dann den Rumpf um verschiedene Achsen bewegt, die auftretenden Augenbewegungen je nach der Stellung des Kopfes im Raume wechselnd sind. Schon oben wurde mitgeteilt, daß diese Tatsache durch eine Superposition von tonischen Labyrinth- und tonischen Halsreflexen erklärt werden kann. Es braucht nicht besonders betont zu werden, daß durch die Unsumme von verschiedenen Kombinationen der Hals- und Labyrinthreflexe bei verschiedenen Stellungen des Kopfes im Raume die Einzelbeobachtungen auf den ersten Blick schwer zu deuten scheinen. Doch hat sich gezeigt, daß alle beobachteten Erscheinungen sich restlos auf die Superposition von Hals- und Labyrinthreflexen zurückführen lassen. Eine Beobachtung möge als Beispiel angeführt werden:

Bárány fand bei fixiertem Kopf und bei Drehung um die dorso-ventrale Achse folgendes: Untersucht man das Tier in Normalstellung mit horizontaler Lidsplate und dem Unterkiefer nach unten, so bewegt sich bei Drehung des Rumpfes um die Dorso-Ventral-Achse in der Richtung des linken Auges dieses Auge in der Ebene der Lidspalte nach der Nase zu, und das rechte Auge nach dem Ohre zu. Bei Drehung des Rumpfes in der Richtung des rechten Auges bewegt sich dieses Auge nach der Nase und das linke Auge nach dem Ohre. Führt man jedoch dieselben Bewegungen aus, während sich der Kopf in der Lage „Schnauze unten" befindet, so geht bei Drehung des Rumpfes in der Richtung des linken

[1] Pflügers Arch. **186**, 82 (1921). — Arch. néerl. Physiol. **7**, 138 (1922).

Auges dieses Auge in bezug auf die Orbita nach oben, also in einer Richtung senkrecht zur Lidspalte, und das rechte Auge in bezug auf die Orbita nach unten; bei Drehung des Rumpfes in der Richtung des rechten Auges findet das Umgekehrte statt, d. h. das linke Auge geht nach unten, das rechte nach oben (alles in bezug auf die Orbita). Die einfache Erklärung dieses Befundes ist folgende: Sowohl bei der Normalstellung des Kopfes als bei der Stellung „Schnauze unten" kontrahieren sich immer dieselben Augenmuskeln. Bei Drehung des Rumpfes um die dorso-ventrale Achse kontrahiert sich am einen Auge der Musculus internus, und erschlafft zu gleicher Zeit (wie sich an den isolierten Augenmuskeln zeigen läßt) der M. externus, während am anderen Auge der M. externus sich kontrahiert und der M. internus erschlafft. Nun führen die Kontraktionen und Erschlaffungen der Mm. externi und interni bei Normalstellung des Kopfes zu Augenbewegungen in der Richtung der Lidspalte. Wird aber die Stellung des Kopfes derartig verändert, daß die Schnauze sich senkrecht nach unten befindet, so sieht man bei symmetrischem Stand des Rumpfes in bezug auf den Kopf eine vollkommen andere Stellung der Augen in der Orbita. Infolge der tonischen Labyrinthreflexe machen die Augen eine starke Raddrehung mit ihrem obersten Pol in der Richtung des Ohres. Hierbei verschieben sich die Insertionen der Mm. externi und interni in der Orbita sehr stark, so daß wenn man nun mit dem Rumpfe genau dieselben Bewegungen um die dorso-ventrale Achse ausführt und die Augenmuskeln hierauf mit genau denselben Kontraktionen und Erschlaffungen der Mm. recti interni und externi reagieren, das Resultat der Augenbewegungen in bezug auf die Orbita ein vollständig anderes wird. Die Augen bewegen sich jetzt nicht in der Richtung der Lidspalte, sondern nahezu senkrecht zu ihr, d. h. das eine Auge erreicht seine neue Stellung durch eine Bewegung, welche in bezug auf die Orbita nahezu nach oben gerichtet ist, das andere Auge durch eine Bewegung nahezu nach unten. Genau dieselben Halsreflexe treten natürlich auf, wenn man nicht die Stellung des Rumpfes in bezug auf den Kopf, sondern umgekehrt die Stellung des Kopfes in bezug auf den Rumpf ändert; oder wenn das Tier spontan den Kopf durch Drehen, Wenden oder Heben und Senken in verschiedene Lagen bringt.

Untersucht man nun die Augenstellungen bei verschiedenen Lagen des Kopfes und des Rumpfes, so sieht man auf den ersten Blick einen scheinbar ganz unregelmäßigen Komplex von reflektorischen Augenstellungen, weil die tonischen Labyrinth- und Halsreflexe in einem Falle in demselben, im anderen im entgegengesetzten Sinne, ja im dritten sogar in ganz verschiedener Richtung wirken können.

Wie schon oben erwähnt, gibt es aber *eine* Stellung des Tieres und zwar die Normalstellung, wobei Veränderung der Kopfstellung immer im selben Sinne wirkende Labyrinth- und Halsreflexe auslöst, welche sich einfach addieren und verstärken. Dieselben ermöglichen dem Kaninchen, ausgehend von seiner normalen Kopfhaltung (Kopf ungefähr 35° unter die Horizontalebene gesenkt) durch Drehen, Wenden, Heben und Senken des Kopfes innerhalb ziemlich weiter Grenzen jede Kopfstellung einzunehmen, ohne daß dadurch die Stellung seiner Augen im Raume und demzufolge die Gesichtsfelder sich verändern.

Für eine quantitative Untersuchung der Augenstellungen, welche auftreten, wenn man den Kopf in bezug auf den Rumpf in der Vertikalebene in verschiedene Stellungen bringt (also Heben und Senken des Kopfes), eignet sich sehr gut die schon früher für die labyrinthären kompensatorischen Raddrehungen beschriebene Methode (s. Bd. XI). Auf die Cornea des Versuchstieres wird nach vorhergegangener Cocainisierung ein Kreuz gebrannt. Vor dem an der Kopfklemme befestigten Kopfe wird ein kleiner Rahmen angebracht, welcher gerade vor dem zu untersuchenden Auge steht und an zwei Seiten mit feinen Drähten versehen

ist, die als festes Koordinatensystem mitphotographiert werden. Photographiert man nun das Auge mit dem Rahmen in verschiedenen Stellungen des Kopfes, so kann man die Größe der Raddrehungen leicht bestimmen.

Es hat sich nun herausgestellt, daß die Augen ihre Stellung im Raume unverändert beibehalten bis zu einer Senkung des Kopfes von 55° unter, und bis zu einer Hebung von 45° über die Normalstellung (Kopf ungefähr 35° unter die Horizontalebene gesenkt), d. h. beim *Senken* des Kopfes machen die Augen eine Raddrehung mit dem obersten Pol in der Richtung des Ohres von ebensoviel Graden, als die Senkung des Kopfes Grade beträgt, und beim *Heben* des Kopfes machen die Augen eine Raddrehung mit dem obersten Pol in der Richtung der Nase von ebensoviel Graden, als die Hebung des Kopfes Grade beträgt.

Um zu bestimmen, innerhalb welcher Grenzen die Tiere von der Normalstellung aus durch Drehen oder Wenden des Kopfes verschiedene Stellungen einnehmen, ohne daß hierdurch die Lage der Augen im Raume geändert wird, kann man die folgende Methode verwenden: Auf der cocainisierten Cornea wird ein metallenes mit drei Löchern versehenes Näpfchen von ungefähr der gleichen Krümmung wie die Hornhaut durch feine Seidennähte auf der Cornea befestigt. Das Näpfchen trägt auf der Außenseite in senkrechter Stellung einen feinen Draht. Das Kaninchen wird mit dem Kopf im Czermakschen Halter so befestigt, daß die Mundspalte etwa 35° unter die Horizontalebene gesenkt ist (Haltung beim normalen Sitzen). An der Stange des Kopfhalters befinden sich Gradbogen, so daß jeder Grad der Kopfdrehung oder Kopfwendung abgelesen werden kann.

Bei Normalstellung des Kopfes wird nun zwischen dem Beobachter und dem Tiere ein Draht genau parallel mit dem Hornhautstäbchen eingestellt. Werden hierauf Drehungen und Wendungen des Kopfes nach links oder rechts ausgeführt, so kann man unschwer erkennen, bis zu welchem Grade man den Kopf drehen oder wenden kann, ohne daß das Hornhautstäbchen seine Parallelität zur Visierlinie verliert. Auf diese Weise bekommt man immer nur Minimalwerte, da durch die Befestigung des Näpfchens auf der Cornea bei den verschiedenen Versuchen immer Hemmungen wechselnden Grades auftreten.

Das Stehebleiben der Augen wurde beim Kopfdrehen nach links und rechts in 7 Versuchen bis maximal 31° (Mittel 21°), beim Kopfwenden in 5 Versuchen bis maximal 28° (Mittel 17°) festgestellt.

Zusammenfassend wurde also gefunden, daß das Kaninchen von der Normalstellung ausgehend seinen Kopf in der Vertikalebene im Ausmaß von 100°, in der Frontalebene im Ausmaß von 42°[1] und in der Sagittalebene im Ausmaß von 34°[1], in verschiedene andere Lagen bringen kann, ohne daß die Gesichtsfelder sich ändern.

Beim Kopfdrehen, und Kopfheben und -senken wird dieses ermöglicht durch die Kombination von tonischen Hals- und Labyrinthreflexen auf die Augen, beim Kopfwenden ist das Kaninchen für die kompensatorischen Augenstellungen auf tonische Halsreflexe angewiesen, da für die Seitwärtsbewegungen in der Richtung der Lidspalte keine Gesetzmäßigkeit in bezug auf die tonischen Labyrinthreflexe auf die Augen nachgewiesen werden konnte.

D. Zusammenwirkung der kompensatorischen Augenstellungen mit den kompensatorischen Augenbewegungen.

Unter kompensatorischen Augenstellungen verstehen wir die soeben beschriebenen, infolge tonischer Labyrinth- und Halsreflexe auftretenden Augenablenkungen; dieselben sind reine Augendeviationen und nur abhängig von der

[1] Mittelwerte.

Stellung des Kopfes im Raume und seiner Stellung in bezug auf den Rumpf, sie bleiben solange bestehen, als der Kopf in einer bestimmten Lage gelassen wird. Die kompensatorischen Augenbewegungen dagegen werden verursacht durch Kopf*bewegungen*. Wenn diese Bewegung äußerst langsam geschieht, können reine Augendeviationen auftreten; bei schnellen Bewegungen tritt ein Augennystagmus ein, d. h. langsame Deviationen werden rhythmisch unterbrochen durch schnelle Bewegungen in der umgekehrten Richtung. Wirklich kompensatorisch sind die Deviationen, die auftreten, wenn man von der Normalstellung ausgeht. In diesem Falle findet die Deviation in solch einer Richtung statt, daß die Stellung der Augen im Raume während der Bewegung möglichst unverändert bleibt. Wenn das Kaninchen also von der Normalstellung aus seinen Kopf durch Heben und Senken, Drehen oder Wenden in eine andere Stellung bringt, so wird zuerst durch die *Bewegung* eine Deviation ausgelöst und diese nachher durch die neueingenommene Lage und die dadurch hervorgerufenen tonischen Labyrinth- und Halsreflexe festgehalten. Die während der Bewegung ausgelösten kompensatorischen Augendeviationen sind hauptsächlich Bogengangsreflexe; in geringem Maße werden hierbei auch die tonischen Labyrinthreflexe (Otolithen) und tonischen Halsreflexe eine Rolle spielen, da sich auch während der Bewegung die Lage der Otolithen und die Stellung des Kopfes in bezug auf den Rumpf fortwährend ändert.

Die kompensatorischen Augenbewegungen und Augenstellungen sind, wenn beim Kaninchen von der Normalstellung ausgegangen wird, rotatorisch bei Heben und Senken des Kopfes, vertikal (in bezug auf die Orbita) beim Drehen, und horizontal in der Richtung der Lidspalte beim Wenden. Die Bogengänge bewirken also, ebenso wie die tonischen Halsreflexe, wohl Augenbewegungen in der Richtung der Lidspalte, im Gegensatz zu den kompensatorischen labyrinthären Augenstellungen, bei welchen sich nur vertikale und rotatorische Deviationen gesetzmäßig beteiligen.

Geht man nicht von der Normalstellung sondern von anderen Lagen des Tieres aus, so sind die während der Bewegung auftretenden Bewegungs-, und die nach der Drehung, Wendung, Hebung und Senkung des Kopfes auftretenden Lagereflexe in sehr vielen Fällen nicht kompensatorisch. Die Bogengangs-, Otolithen- und Halsreflexe wirken dann öfters nicht im gleichen, sondern im entgegengesetzten Sinne (z. B. von Rückenlage ausgehend).

E. Tonische Hals- und Labyrinthreflexe bei Tieren mit frontalstehenden Augen[1].

Die tonischen Hals- und Labyrinthreflexe auf die Augen spielen bei diesen Tieren keine wichtige Rolle, es sind sogar besondere Maßregeln z. B. Narkose oder Decerebrierung nötig, um diese Augenablenkungen genauer studieren zu können. Die Einstellung der Augen erfolgt bei diesen Versuchstieren hauptsächlich durch optische Reflexe. Wiewohl bei Bewegungen des Kopfes zweifellos kompensatorische Augenbewegungen auftreten, ist es doch auch hierbei fraglich, bis zu welchem Grade die Bogengänge und bis zu welchem Grade optische Reflexe (Eisenbahnnystagmus) beteiligt sind. Von den Versuchstieren mit frontalstehenden Augen ist nur der Affe genauer untersucht worden. Dabei hat sich herausgestellt, daß sowohl tonische Labyrinth- als tonische Halsreflexe auf die Augen nachgewiesen werden können. Jedoch sind die dadurch verursachten Augenablenkungen äußerst gering und ist von einer vollständigen Kompensation auch bei der Kom-

[1] Magnus, R.: Körperstellung und Labyrinthreflex beim Affen. Pflügers Arch. **193**, 396 (1922).

bination von Hals- und Labyrinthreflexen nie die Rede. Während nun aber beim Kaninchen mit seitlich stehenden Augen Kopfdrehen um die sagittale Achse Vertikalablenkungen und Kopfdrehen um die bitemporale Achse Raddrehungen bewirkt, erfolgt bei Affen mit ihren frontalgestellten Augen gerade das Umgekehrte. Wenn man beim Affen von der Normalstellung aus den Kopf in Seitenlage bringt, so drehen sich die beiden Bulbi mit dem oberen Augenpol nach oben und wenn man den Kopf mit dem Gesicht nach oben oder unten hinlegt, so bewegen die Augen sich nach unten bzw. nach oben. Auch hier sind also die Augenablenkungen von der Normalstellung des Tieres aus kompensatorisch. Dasselbe gilt für die hierbei auftretenden Halsreflexe auf die Augen, wobei auch Augendeviationen in der Richtung der Lidspalte beobachtet werden können.

III. Stellreflexe: Labyrinthstellreflexe, Körperstellreflexe auf den Kopf und auf den Körper, Halsstellreflexe. Optische Stellreflexe. Zusammenwirkung der Stellreflexe.

A. Labyrinthstellreflexe[1].

Wenn man eine Taube in der Luft hält, und den Rumpf dreht, bleibt der Kopf im Raume normal stehen. Dieser Versuch von Czermak[2] wurde schon von Breuer[3] als Labyrinthreflex und sogar als Otholithenreflex[4] gedeutet. Auch bei geschlossenen Augen tritt das Phänomen auf, verschwindet jedoch nach doppelseitiger Labyrinthexstirpation. Nicht nur bei Tauben, sondern auch bei allen Säugetieren kann dieser Labyrinthstellreflex auf den Kopf, wodurch das Versuchstier imstande ist, den Kopf in Normalstellung zu halten, wenn der Körper in verschiedene Lagen im Raume gebracht wird, nachgewiesen werden. Am geeignetsten sind für derartige Versuche großhirnlose Tiere, da diese kaum Spontanbewegungen machen und nicht über optische Einstellungen verfügen. Will man diesen Versuch an normalen Tieren ausführen, so muß man vorher die Augen mit einer Kappe schließen oder die Augenlider zunähen. Nur Kaninchen und Meerschweinchen, welche keine optischen Stellreflexe besitzen, können auch bei offenen Augen untersucht werden. Die Labyrinthstellreflexe haben ihr Zentrum im Mittelhirn und speziell im Nucleus ruber (Rademaker[5]). Sie verschwinden deshalb nach Durchtrennung des Hirnstammes hinter dem Niveau der roten Kerne oder nach Durchtrennung der rubro-spinalen (Forelschen) Kreuzung, sowie nach doppelseitiger Labyrinthexstirpation und bei Meerschweinchen nach Abschleuderung der Otolithenmembranen. Sämtliche labyrinthlose Thalamustiere sowie labyrinthlose Meerschweinchen und Kaninchen mit *intaktem* Großhirn sind daher nicht imstande, die Normalstellung des Kopfes beizubehalten oder wiederzuerlangen, wenn sie in verschiedenen Lagen frei in der Luft gehalten werden. Bei der ausführlichen Besprechung der Labyrinth-

[1] S. für die verschiedenen Stellreflexe: Magnus, R.: Beitrag zum Problem der Körperstellung. I. Mitt. Pflügers Arch. **163**, 405 (1916); II. Mitt. Ebenda **174**, 134 (1919). — Dusser de Barenne, J. G. u. R. Magnus: III. Mitt. Die Stellreflexe bei der großhirnlosen Katze usw. Ebenda **180**, 75 (1920). — Kleijn, A. de u. R. Magnus: IV. Mitt. Ebenda **180**, 291 (1920). — Magnus, R.: Körperstellung und Labyrinthreflexe beim Affen. Ebenda **193**, 396 (1922).

[2] Czermak, J.: Beobachtungen und Versuche usw. Pflügers Arch. **7**, 107 (1873).

[3] Breuer, J.: Über die Funktion der Bogengänge des Ohrlabyrinthes. Med. Jb. **1874**, H. 1 — Beiträge zur Lehre vom statischen Sinne usw. II. Mitt. Ebenda **1875**, H. 1.

[4] Breuer, J.: Über die Funktion der Otolithenapparate. Pflügers Arch. **48**, 195 (1891).

[5] Rademaker, G. G. J.: Die Bedeutung der roten Kerne und des übrigen Mittelhirnes für Muskeltonus, Körperstellung und Labyrinthreflexe. Berlin: Julius Springer 1926.

reflexe (Bd. XI) wurde darauf hingewiesen, daß es zweckmäßig ist, dieselben in „symmetrische“ und „asymmetrische“ Labyrinthstellreflexe einzuteilen. Die ersten befähigen das Tier, den Kopf aus abnormen, aber zur Horizontalebene symmetrischen Stellungen immer wieder in die Normalstellung zu bringen, die letzteren veranlassen es, wenn sich der Körper z. B. in rechter Seitenlage befindet, den Kopf durch Linksdrehung, wenn er in linker Seitenlage gehalten wird, den Kopf durch Rechtsdrehung in die Normalstellung zu bringen. Bei jeder beliebigen Stellung des Körpers behält also der Kopf durch die Kombination von symmetrischen und asymmetrischen Labyrinthstellreflexen seine normale Stellung im Raume: Scheitel oben, Unterkiefer unten, Mundspalte etwas unter die Horizontalebene gesenkt.

B. Körperstellreflexe auf den Kopf.

Doppelseitige Labyrinthexstirpation hat bei allen Tieren bei geschlossenen Augen und bei Kaninchen und Meerschweinchen auch bei offenen Augen zur Folge, daß sie frei in der Luft gehalten, den Kopf nicht mehr in die Normalstellung bringen. Faßt man das Versuchstier am Becken und bringt es in linke oder rechte Seitenlage, so bleibt auch der Kopf in linker oder rechter Seitenlage, bringt man den Rumpf in die Stellung „Hängelage Kopf oben“, so steht nicht wie bei normalen Tieren der Kopf in der charakteristischen Normalstellung, sondern in irgendeiner anderen Stellung und verträgt eine abnorme Lage, wie Seitenlage oder Rückenlage, ohne daß dieselbe korrigiert wird. Bei Rückenlage des Rumpfes sieht man, daß der Kopf ebenfalls in Rückenlage hintenüber hängt, bei Hängelage „Kopf unten“ hängt derselbe gerade nach unten, ohne wie bei normalen Tieren durch Dorsalflexion mehr oder weniger die Normalstellung einzunehmen.

Legt man aber ein labyrinthloses Kaninchen, statt es in der Luft zu halten, in Seitenlage auf den Tisch, so sieht man, daß sofort nach Berührung mit der Unterlage der Kopf in die Normalstellung gebracht wird. Die asymmetrische Reizung der Körperoberfläche löst diesen Reflex aus: derselbe tritt nämlich nicht auf, wenn man auf die freie Körperoberfläche ein mit einem Gewicht beschwertes Brett legt und dadurch die asymmetrische Reizung wieder aufhebt. Es kann jedoch nicht nur eine asymmetrische, sondern auch eine symmetrische Reizung der Körperoberfläche einen Einfluß auf die Kopfstellung ausüben. Wenn man ein labyrinthloses Kaninchen in normaler Stellung frei in der Luft hält, so wird auch meistens der Kopf in Normalstellung gehalten. Wenn man aber dem Kopf eine andere Lage gibt, so wird diese meistens nicht korrigiert. Setzt man nunmehr das Tier auf den Boden, so wird sofort, nachdem die Pfoten den Boden berührt haben, der Kopf in die Normalstellung gebracht. Wie später gezeigt werden soll, ist dieser von den Extremitätennerven ausgelöste Reflex die Ursache, daß die Kopfdrehung bei auf dem Boden sitzenden einseitig labyrinthlosen Kaninchen meistens viel geringer ist, als die Kopfdrehung bei denselben Tieren, wenn sie in der Luft gehalten werden.

C. Halsstellreflexe.

Diese von den Labyrinthen unabhängigen und deshalb sowohl bei normalen wie labyrinthlosen Versuchstieren leicht nachweisbaren Reflexe werden ausgelöst, wenn Kopf und Körper in bezug auf einander eine abnorme Stellung einnehmen. Durch dieselben wird ein normaler Stand des Kopfes in bezug auf den Rumpf reflektorisch gewährleistet. Die Zentren für diese Reflexe liegen mehr

caudalwärts als die der Labyrinthstellreflexe und sind auch nach Fortnahme des Mittelhirns meistens noch vorhanden. Bei den verschiedensten Versuchstieren (Kaninchen, Meerschweinchen, Katzen, Hunden und Affen) können die Halsstellreflexe auch bei intaktem Großhirn leicht demonstriert werden. Hält man z. B. ein Tier am Becken frei in der Luft in Seitenlage, so wird zunächst durch Drehung des Kopfes derselbe in die Normalstellung gebracht. Die dabei auftretende Verdrehung des Halses löst den Halsstellreflex aus, wodurch auch der Vorderkörper folgt und wenn der Reflex sehr stark ist, fühlt man, daß auch der Hinterkörper mit großer Kraft in die Normalstellung folgen will. Auch bei anderen abnormen Lagen der Versuchstiere sind es, nachdem der Kopf seine Normalstellung im Raume erlangt hat, die durch Drehung, Wendung oder Beugung des Kopfes ausgelösten Halsstellreflexe, welche den Körper veranlassen, dem Kopfe zu folgen und wieder die normale symmetrische Stellung in bezug auf den Kopf einzunehmen. — Bei der späteren Besprechung der Erscheinungen an Tieren nach einseitiger Labyrinthexstirpation wird sich ebenfalls zeigen lassen, daß die abnorme Körperhaltung solcher Tiere teilweise auf einen durch die Kopfdrehung ausgelösten Halsstellreflex zurückgeführt werden kann.

Für die tonischen Labyrinth- und Halsreflexe auf die Körpermuskulatur wurde darauf hingewiesen, daß immer der Kopf führt und die Glieder folgen; auch bei den Halsstellreflexen ist das Einnehmen der Normalstellung durch den Kopf die primäre Ursache, daß infolge der dabei auftretenden abnormen Verdrehung des Halses ein Kettenreflex ausgelöst wird, welcher sich über die ganze Wirbelsäule ausbreitend zum Schluß auch das Becken zwingt die normale Stellung in bezug auf die Wirbelsäule einzunehmen.

D. Körperstellreflexe auf den Körper.

Die Körperstellreflexe auf den Körper werden ebenso wie die früher beschriebenen Körperstellreflexe auf den Kopf dann ausgelöst, wenn die beiden Körperhälften verschieden stark gereizt werden. Diese Reflexe treten unabhängig vom Kopf auf, wie aus folgendem Versuch hervorgeht. Legt man ein Kaninchen in Seitenlage auf den Tisch und hält den Kopf in Seitenlage fest, so setzt sich der Körper auf. Daß dieser Reflex ein sehr kräftiger ist, leuchtet sofort ein, wenn man bedenkt, daß durch das Festhalten des Kopfes in Seitenlage die oben beschriebenen Halsstellreflexe in dem Sinne wirken, daß dieselben den Körper in Seitenlage festzuhalten versuchen. *Trotz* der Halsstellreflexe wird also in diesem Falle der Körper in die Normalstellung gebracht. Auch bei Tieren mit einseitiger Labyrinthexstirpation kann man sich leicht von der Wichtigkeit dieser Reflexe überzeugen. Dieselben ermöglichen derartigen Tieren, wenn sie nach der operierten Seite umfallen, sich sofort wieder aufzurichten, wiewohl auch jetzt die starke Drehung des Kopfes im umgekehrten Sinne wirkt. Daß die Körperstellreflexe auf den Körper durch eine asymmetrische Reizung der Körperoberfläche ausgelöst werden, geht daraus hervor, daß dieselben nicht auftreten, wenn man auf die freie Körperoberfläche des sich in Seitenlage befindenden Tieres ein mit einem Gewicht beschwertes Brett legt und auf diese Weise die asymmetrische Reizung wieder aufhebt. Die genaue Art des Aufrichtens des Körpers aus Seitenlage kann man sehr schön verfolgen, wenn man großhirnlose Affen (oder normale Affen beim Erwachen aus der Narkose) genauer untersucht. Man sieht dann, daß beim Aufrichten des Körpers zuerst das untenliegende Hinterbein gestreckt, das obenliegende gebeugt wird, und dann nach Drehung des Beckens und anschließender Drehung des übrigen Körpers der ganze Körper in die Normalstellung gelangt.

Daß nicht nur Reizungen, welche von der seitlichen Körperoberfläche, sondern auch von den Extremitäten und besonders von den Handflächen und Sohlen ausgehen, Stellreflexe auf den Körper auslösen, sieht man bei Beobachtung von labyrinthlosen geblendeten Affen, wenn sie mit besonderer Geschicklichkeit an dem Dache ihres Käfigs herumklettern, während sie frei in der Luft gehalten, vollständig desorientiert sind.

Wie schon oben gezeigt wurde, können die Körperstellreflexe auf den Körper ganz unabhängig vom Kopfe auftreten; daraus folgt schon ohne weiteres, daß dieselben sowohl bei normalen als bei labyrinthlosen Tieren beobachtet werden können. Auch Großhirnexstirpation hebt dieselben nicht auf, wohl aber Entfernung des Mittelhirns (und speziell des roten Kernes).

E. Optische Stellreflexe.

Wie schon wiederholt hervorgehoben wurde, sind sämtliche labyrinthlose geblendete Tiere oder labyrinthlose Thalamustiere frei in der Luft vollständig desorientiert und nicht imstande, bei verschiedenen Lagen den Kopf in die Normalstellung zu bringen. So bleibt, wenn das Versuchstier am Becken in der Luft gehalten wird, der Kopf in Seitenlage; hält man das Tier in Rückenlage, so bleibt der Kopf in Rückenlage; bei „Hängelage Kopf oben" wird der Kopf nicht in die Normalstellung gebracht, sondern nimmt verschiedene Stellungen ein, sowohl Seitenlage als Rückenlage werden ohne Korrektion vertragen; bei „Hängelage Kopf unten" sieht man nicht wie bei normalen Tieren eine Dorsalflexion des Halses auftreten, sondern der Kopf hängt einfach nach unten. Untersucht man labyrinthlose Tiere mit *offenen* Augen frei in der Luft, so bleibt die Desorientierung bei Kaninchen und Meerschweinchen vollständig bestehen. Diese Art von Versuchstieren verfügen also nicht über optische Reflexe, welche es ihnen ermöglichen, trotz des Fehlens der Labyrinthe den Kopf reflektorisch in die Normalstellung zu bringen. Ganz anders verhalten sich aber Hunde, Katzen und Affen. Unmittelbar nach der doppelseitigen Labyrinthexstirpation sind zwar auch bei offenen Augen Hunde vollständig und Katzen sehr stark desorientiert, nach mehr oder weniger langer Zeit sieht man aber, daß der Kopf, wenn man die Tiere bei verschiedenen Lagen frei in der Luft untersucht, wieder in die Normalstellung gebracht wird. Indem man den Versuch abwechselnd mit oder ohne Kopfkappe, d. h. mit und ohne optische Fixierung ausführt, kann man sich leicht überzeugen, daß es wirklich optische Reflexe sind, welche veranlassen, daß der Kopf in die richtige Lage gebracht wird: mit Kopfkappe sind die Versuchstiere vollständig desorientiert, ohne Kopfkappe mit offenen Augen erfolgt sofort die richtige Lage des Kopfes in Normalstellung. Am stärksten entwickelt sind jedoch die optischen Stellreflexe beim Affen, bei welchem man sich am besten überzeugen kann, daß es die optischen Einstellungen und Fixierungen sind, welche veranlassen, daß auch labyrinthlose Tiere bei Untersuchung in der Luft ihren Kopf sofort in die richtige Lage bringen. Solange solche Tiere sich optisch nicht einstellen, hat der Kopf häufig eine andere als die Normalstellung. Veranlaßt man aber die Tiere irgendeinen Gegenstand zu fixieren, so nimmt der Kopf sofort die Normalstellung ein, um beim Verschwinden der optischen Aufmerksamkeit wieder in eine andere Lage überzugehen.

Die optischen Stellreflexe nehmen, was ihre Zentren anbetrifft, eine Sonderstellung gegenüber den bis jetzt beschriebenen Haltungs- und Stellreflexen ein. Während die letzteren bei großhirnlosen Tieren ebensogut und öfters viel besser als bei normalen Tieren nachgewiesen werden können, zeigen großhirnlose Tiere keine optischen Stellreflexe.

F. Zusammenwirkung der verschiedenen Stellreflexe und Zusammenwirkung von Haltungs- und Stellreflexen.

Vier verschiedene Gruppen von Stellreflexen führen dazu, daß alle Säugetiere reflektorisch aus jeder abnormen Lage die Normalstellung wieder einnehmen. Mit Ausnahme von Tieren mit seitlichstehenden Augen, wie Kaninchen und Meerschweinchen, verfügen die anderen Säugetiere sogar noch über eine fünfte Gruppe, die optischen Stellreflexe. Diese verschiedenen Gruppen wirken nicht ganz unabhängig voneinander in dem Sinne, daß mindestens zwei verschiedene Reflexe imstande sind, denselben Erfolg zu erzielen.

Der Kopf wird sowohl durch die Labyrinth- wie durch die Körperstellreflexe auf den Kopf in die Normalstellung gebracht; sowohl die Körperstellreflexe auf den Körper als die Halsstellreflexe gewährleisten eine normale Stellung des Körpers. Legt man z. B. ein Versuchstier in Seitenlage auf den Tisch, so wird sofort infolge der abnormen Stellung des Kopfes und durch die asymmetrische Reizung der Körperoberfläche der Kopf in die Normalstellung gebracht, darauf folgt der Körper infolge des Zusammenwirkens der asymmetrischen Reizung der Körperoberfläche mit den zufolge der Halsdrehung auftretenden Halsstellreflexen. Bei den höheren Säugetieren, besonders bei Affen, sorgen die optischen Stellreflexe dafür, daß die normale Kopfstellung nicht nur doppelt, sondern sogar dreifach gesichert ist. Erst wenn durch beiderseitige Labyrinthexstirpation die Labyrinthstellreflexe, durch Blendung der Tiere die optischen Einstellungen und durch Untersuchung im Wasser die Körperstellreflexe ausgeschaltet werden, tritt eine totale Desorientierung der Tiere auf und ertrinken sie, wenn man sie sich selbst überläßt. Schon Goltz[1] hat in seiner berühmten Mitteilung von 1870 darauf hingewiesen, daß die Trias Augen, Körpersensibilität im weitesten Sinne (Haut, Muskeln, Gelenke usw.) und Labyrinthe für das Geradehalten des Kopfes der Tiere verantwortlich gemacht werden muß, während Breuer[2] die weitgehende Desorientierung von labyrinthlosen Fröschen im Wasser auf das Fehlen der obengenannten Regulatoren des Gleichgewichtes zurückführte. Bei der Besprechung der Haltungsreflexe wurde schon darauf hingewiesen, daß die Tiere auch im normalen Leben diese Reflexe benutzen, dasselbe trifft auch für die verschiedenen Stellreflexe zu, so daß es durch das Zusammenwirken von Haltungs- und Stellreflexen ermöglicht wird, daß bei verschiedenen Bewegungen und Stellungen der Tiere rein reflektorisch eine richtige und zweckmäßige Körperstellung gewährleistet wird. In verschiedenen Fällen tragen auch Bogengangsreaktionen hierzu unterstützend bei. Beim Springen vom Tisch können die Tiere das Gewicht des Körpers mit den Vorderbeinen auffangen, weil durch die hierbei auftretenden Progressivbewegungen der „Sprungbereitschaftsreflex" ausgelöst wird, wodurch die Vorderbeine im Schultergelenk nach vorne gehen und maximal gestreckt werden; wenn das Tier beim schnellen Laufen umzufallen droht, so ruft die dabei stattfindende Kopfbewegung eine Drehreaktion des Kopfes hervor, welche den Kopf in die Normalstellung dreht und dem Falle entgegenwirkt. Man kann jedoch die zweckmäßige Körperstellung der Tiere nicht einfach als die algebraische Summe der Einflüsse von Haltungs-, Stell- und Bogengangsreflexen betrachten. Bei der richtigen Aufrechterhaltung des Körpergleichgewichts und der Körperstellung greift das Zentralnervensystem regulierend ein; dadurch verstärken sich in einem Falle die verschiedenen Reflexe, wenn sie im selben Sinne wirken, im anderen Falle wird dagegen nur so viel von ihnen durch

[1] Goltz, F.: Über die physiologische Bedeutung der Bogengänge des Ohrlabyrinthes. Pflügers Arch. **3**, 172 (1870).

[2] Breuer, J.: Über die Funktion der Otolithenapparate. Pflügers Arch. **48**, 195 (1891).

das Zentralnervensystem weitergeleitet, als gerade notwendig ist. So kann ein Tier ruhig in Seitenlage auf dem Boden liegenbleiben, ohne daß die dabei stattfindende asymmetrische Reizung der Kopfoberfläche den Kopf und Körper zwingt, in die Normalstellung überzugehen. Doch bleibt in solch einem Falle diese asymmetrische Reizung nicht ohne Einfluß; durch dieselbe wird sozusagen eine Stellbereitschaft ausgelöst, wodurch beliebige an sich nicht spezifische sensible Reize das Tier sofort veranlassen, die Normalstellung einzunehmen.

Ein anderes Beispiel sieht man beim Klettern. Wird ein Affe in Rückenlage frei in der Luft gehalten, so bringt er als Folge des Labyrinthstellreflexes den Kopf alsbald in die Normalstellung. Klettert er aber am Dach seines Käfigs, so wird durch die Körperstellreflexe auf Körper und Kopf das ganze Tier gegen die Kletterfläche orientiert. Kopf und Körper stehen also in Rückenlage, und der Labyrinthstellreflex wird unterdrückt. Dasselbe sieht man beim Eichhörnchen, Faultier usw.

Ein schönes Beispiel für das Zusammenwirken von Haltungs-, Stell- und Bogengangsreflexen findet man beim Umdrehen der Tiere während des freien Falles[1]. Der Labyrinthstellreflex auf den Kopf, Halsstellreflex, Progressivreaktionen und tonische Halsreflexe auf die Extremitäten ermöglichen den Tieren, wenn sie in Rückenlage in der Luft gehalten und dann losgelassen werden, sich während des Falles so umzudrehen, daß sie richtig mit ihren Extremitäten am Boden anlangen, ohne mit dem Kopf oder Körper aufzuschlagen. Die genaue Analyse dieser Erscheinungen wurde ermöglicht durch kinematographische Aufnahmen von fallenden Kaninchen, Katzen, Hunden und Affen. Werden die Tiere in Rückenlage in der Luft gehalten und dann losgelassen, so dreht sich zunächst der Kopf aus der Rückenlage nach der Normalstellung. Also auch in diesem Falle führt wieder der Kopf. Indem der Labyrinthstellreflex auf den Kopf den letzteren in die Normalstellung bringt, veranlaßt die dabei stattfindende Halsdrehung die Auslösung des Halsstellreflexes, wodurch zuerst der Vorderkörper und danach das Becken, d. h. der ganze Körper in die Normalstellung gebracht wird. Das Fallen an sich hat Auftreten von Progressivbewegungen zur Folge. Hierbei sind die schon früher bei der Beschreibung der Liftreaktion näher erörterten Reflexe zu beobachten. Im Anfang, wenn sich das Tier und speziell der Kopf in Rückenlage befindet, tritt durch die Liftbewegung eine Beugung, sobald der Kopf sich aber nach der Normalstellung umgedreht hat, eine Streckung der vier Extremitäten auf, so daß das Tier das Gewicht des Körpers mit den Vorderbeinen auffangen kann.

Im Stadium der Kopfdrehung sieht man deutlich den Einfluß der tonischen Halsreflexe auf die Extremitäten, das „Kieferbein" wird früher und stärker gestreckt als das „Schädelbein". Labyrinthlose Tiere, bei welchen also die Labyrinthstellreflexe auf den Kopf und die Progressivreaktionen fehlen, haben das Vermögen verloren, sich beim freien Fall in der Luft so umzudrehen, daß sie richtig anlangen. Sie fallen mit einem hörbaren Knall in den verschiedensten Lagen auf den Boden. Auch bei offenen Augen sind die optischen Stellreflexe nicht imstande, den Verlust der Labyrinthe zu kompensieren[2]. Die obengenannten Erscheinungen sind sowohl bei normalen als bei Thalamustieren zu studieren. Sie fehlen bei Tieren ohne Mittelhirn. Auch dieses beweist, welche wichtige Rolle der Labyrinthstellreflex auf den Kopf bei dieser Reaktion spielt.

---

[1] Magnus, R.: Wie sich die fallende Katze in der Luft umdreht. Arch. néerl. Physiol. 7, 218 (1922).

[2] Kongenital taube Katzen können sich dagegen, wie eine gelegentliche Beobachtung zeigte, mit offenen Augen in der Luft umdrehen, während sie mit geschlossenen Augen wie eine tote Masse herunterfallen.

IV. Folgen des Fortfalles einzelner Receptoren und Kompensation durch andere.

A. Die Folgen der einseitigen Labyrinthexstirpation.

Die Folgen einseitiger Labyrinthexstirpation bei verschiedenen Tiergattungen sind von mehreren Autoren beschrieben worden, u. a. von: BECHTEREW[1], DREYFUSS[2], EWALD[3], VAN ROSSEM[4], WINKLER[5] usw.[6]. Die folgenden Angaben beziehen sich hauptsächlich auf vergleichende Untersuchungen bei verschiedenen Tierarten, welche im pharmakologischen Institut in Utrecht ausgeführt worden sind[7].

Die verschiedenen Methoden, welche für Labyrinthexstirpation zur Verfügung stehen, sind schon früher (Bd. XI, S. 875) besprochen worden. Will man die Folgen einseitiger Labyrinthexstirpation genau studieren, so muß eine Methode gewählt werden, bei welcher die Nebenverletzungen am geringsten sind; ein wichtiger Punkt hierbei ist, daß die Halsmuskeln und ihre Ansätze intakt bleiben. Die geeignetste Methode für Säuger ist der Weg durch die Bulla ossea. Nur bei Affen, welche keine Bulla ossea besitzen, wählt man am besten die Operation vom Mastoid aus.

Vor der Besprechung der Folgen einseitiger Labyrinthexstirpation sei noch auf einen Symptomenkomplex hingewiesen, der nicht als eigentliche Folge der Exstirpation zu betrachten ist, sondern als Nebenverletzung bei der Operation durch die Bulla ossea auftritt. CAMIS[8] hat gezeigt, daß bei Katzen nach Labyrinthexstirpation an der operierten Seite eine vorübergehende Sympathicuslähmung am Auge beobachtet wird: vorgezogene Nickhaut, enge Lidspalte und enge Pupille. Die Schlußfolgerung CAMIS', daß die Labyrinthe bzw. der N. vestibularis Beziehungen zum Sympathicus besitzen, hat sich später als nicht richtig herausgestellt; die Sympathicuslähmung beruht auf einer Verletzung der postganglionären sympathischen Fasern, welche auf ihrem Wege vom Ganglion cervicale supremum bei der Katze das Mittelohr passieren und bei der Labyrinthexstirpation durch die Bulla ossea mit verletzt werden, wenn nicht besonders darauf geachtet wird[9]. Ob dieses bei allen Säugern der Fall ist, muß noch näher untersucht werden. Für Kaninchen gilt jedenfalls, daß wenigstens ein Teil dieser Sympathicusfasern das Mittelohr passiert.

---

[1] BECHTEREW, W.: Ergebnisse der Durchschneidung des Nervus acusticus usw. Pflügers Arch. **30**, 312 (1883).

[2] DREYFUSS, R.: Experimenteller Beitrag zur Lehre von den nichtakustischen Funktionen des Ohrlabyrinthes. Pflügers Arch. **81**, 604 (1900).

[3] EWALD, J. R.: Physiologische Untersuchungen über das Endorgan des N. octavus. Wiesbaden 1892.

[4] ROSSEM, A. VAN: Gewaarwordingen en reflexen opgewekt vanuit de halfcirkelvormige kanalen. Diss. Utrecht 1907.

[5] WINKLER, C.: The central course of the nervus octavus usw. Verh. Akad. Wetensch. Amsterd. II **14**, Nr 1 (1907).

[6] S. f. Literatur auch STEIN, S. v.: Die Lehre von den Funktionen der einzelnen Teile des Ohrlabyrinthes. Übersetzt von Dr. C. v. KRZYWICKI. Jena: Fischer 1894.

[7] MAGNUS, R. u. A. DE KLEIJN: Analyse der Folgezustände einseitiger Labyrinthexstirpation usw. Pflügers Arch. **154**, 178 (1913). — MAGNUS, R.: Körperstellung und Labyrinthreflexe beim Affen. Ebenda **193**, 396 (1922). — Zusammenfassung in MAGNUS, R.: Körperstellung. Berlin: Julius Springer 1924.

[8] CAMIS, M.: Contributi alla fisiologia del labirinto. Nota VI usw. Arch. Farmacol. sper. **12** (1911).

[9] KLEIJN, A. DE: Zur Kenntnis des Verlaufs der postganglionären Sympathicusbahnen usw. Zbl. Physiol. **26**, 1 (1912). — KLEIJN, A. DE u. CH. SOCIN: Zur näheren Kenntnis des Verlaufs usw. Pflügers Arch. **160**, 407 (1915). — BURLET, H. M. DE: Anatomische Bemerkungen zur vorhergehenden Arbeit usw. Ebenda **160**, 416 (1915).

Wenn man Tiere verschiedener Gattungen nach einseitiger Labyrinthexstirpation nur oberflächlich untersucht, so hat es den Anschein, als ob die Symptome bei den verschiedenen Tierarten sehr verschieden wären. Bei genauer Untersuchung stellt sich jedoch heraus, daß im Prinzip immer wieder dieselben Erscheinungen gefunden werden. Die Symptome sind aber so zahlreich und bei jeder Tiergattung so verschieden stark ausgeprägt, daß erst nach gründlicher Analyse das Gemeinsame gefunden werden kann. Dazu kommt, daß die Wirksamkeit der Kompensationsvorgänge, welche bei allen Tierarten auftreten, nicht die gleiche ist.

Die Symptome nach einseitiger Labyrinthexstirpation werden außer durch Reizerscheinungen infolge der Operation teils durch labyrinthäre Reflexe, welche vom intakten Labyrinth ausgehen, teils durch nichtlabyrinthäre Reflexe, welche als sekundäre Folgen dieser Labyrinthreflexe zu betrachten sind, verursacht.

Zuerst möge eine gesonderte Besprechung dieser Reflexe und der Reizerscheinungen infolge der Operation folgen.

1. Reflexe, welche von dem intakten Labyrinthe ausgehen.

Auch diese Reflexe wurden schon früher in Bd. XI genauer beschrieben. Daher dürfte hier ein kurze Wiederholung genügen.

A. *Dauernd* nachweisbar nach der Operation sind die folgenden Reflexe:

Tonische Labyrinthreflexe auf die Körpermuskulatur.

Die tonischen Labyrinthreflexe auf die Gliedermuskeln haben für das Studium der Symptome nach einseitiger Labyrinthexstirpation keine wesentliche Bedeutung. Jedes Labyrinth beeinflußt den Tonus der Extremitätenmuskeln auf beiden Seiten in der gleichen Weise und in gleicher Stärke, so daß einseitige Labyrinthexstirpation in dieser Beziehung keine asymmetrischen Erscheinungen zur Folge hat.

Viel wichtiger sind die *tonischen Labyrinthreflexe auf die Halsmuskeln.* Diese sind einseitig, und infolgedessen sehen wir nach einseitiger Labyrinthexstirpation eine Kopfdrehung nach der Seite des entfernten Labyrinthes, die sog. Grunddrehung des Halses auftreten, d. h. nach rechtsseitiger Labyrinthexstirpation tritt eine Kopfdrehung nach rechts, nach linksseitiger Exstirpation eine Kopfdrehung nach links auf. Diese Grunddrehung ist bei allen bis jetzt untersuchten Säugern vorhanden und bleibt Monate und sogar Jahre nach der Exstirpation nachweisbar, wenn man die Versuchstiere frei in der Luft mit „Hängelage Kopf unten" untersucht. Beim Kaninchen nimmt diese Grunddrehung in den ersten Wochen nach der Operation meistens allmählich zu, ähnlich, wie es Ewald[1] für Tauben schon früher beschrieben hat. Die Ursache dieser Zunahme ist weder bei Kaninchen noch bei Tauben bis jetzt bekannt.

Die tonischen Labyrinthreflexe auf die Rumpfmuskeln sind ebenfalls einseitig und haben nach einseitiger Labyrinthexstirpation eine *Grunddrehung des Rumpfes* zur Folge. Bei der Untersuchung dieser Reflexe ist es aber notwendig, die Grunddrehung des Halses aufzuheben, indem man den Kopf gegen den Brustkorb geradesetzt, da die Kopfdrehung auch schon von sich aus eine Rumpfdrehung bewirkt. Dieser Einfluß vom intakten Labyrinth auf die Rumpfmuskeln ist aber nicht bei allen Säugern vorhanden: er ist deutlich bei Kaninchen und Katzen, inkonstant und schwach beim Meerschweinchen, und fehlt beim Hund und Affen.

Labyrinthstellreflexe auf den Kopf.

Infolge der vom intakten Labyrinthe ausgehenden Labyrinthstellreflexe haben Tiere nach einseitiger Labyrinthexstirpation immer das Bestreben, den

[1] Ewald, J. R.: Physiologische Untersuchungen über das Endorgan des Nervus octavus. Wiesbaden 1892.

Kopf im Raume so zu halten, daß das intakte Labyrinth sich oben befindet. Bei allen bisher untersuchten Säugern waren diese Reflexe nachweisbar. Durch die soeben besprochene Grunddrehung des Halses wird der Einfluß des Labyrinthstellreflexes bei einseitig labyrinthlosen Tieren je nach den verschiedenen Lagen des Kopfes im Raume verstärkt oder vermindert.

Kompensatorische Augenstellungen.

Bei Tieren mit seitlich gestellten Augen (Kaninchen und Meerschweinchen) findet man nach einseitiger Labyrinthexstirpation eine dauernde Vertikalabweichung der Augen: das Auge der operierten Seite ist nach unten und etwas nach vorne, das andere nach oben und meistens etwas nach hinten abgelenkt. Will man diese Augenablenkung genauer untersuchen, so muß man nach der Labyrinthexstirpation einige Tage warten, bis der nach der Operation auftretende spontane Nystagmus verschwunden ist.

Kurz zusammengefaßt kann man sagen, daß die vertikale Abweichung am stärksten ist, wenn das intakte Labyrinth sich unten befindet, mit andern Worten, wenn sich z. B. nach rechtsseitiger Labyrinthexstirpation der Kopf in linker Seitenlage befindet. Minimal oder abwesend ist die Vertikalablenkung, wenn sich das intakte Labyrinth oben befindet.

Für eine wirklich exakte Untersuchung ist es notwendig, daß man nach Aufhebung der Halsdrehung durch Geradesetzen des Kopfes die Ablenkungen bei den verschiedenen Lagen im Raume bestimmt, obwohl sich herausgestellt hat, daß eine Halsdrehung von weniger als 90° keinen Einfluß durch tonische Halsreflexe auf die Augendeviation ausübt.

Bei Tieren mit frontal gestellten Augen (Hunden, Katzen, Affen) treten nach einseitiger Labyrinthexstirpation keine dauernden Augendeviationen auf. Wohl findet man sofort nach der Operation eine horizontale Deviation nach der operierten Seite verbunden mit Nystagmus nach der anderen Seite. Dieselbe verschwindet aber zu gleicher Zeit mit dem Nystagmus. Etwas länger dauert bisweilen bei Hunden und Katzen eine leichte Vertikalabweichung der Augen, wobei das Auge der operierten Seite nach unten, das andere nach oben abgelenkt ist. Dauernd ist diese Deviation jedoch auch nicht.

Wenn diese Vertikalabweichung auf einem tonischen Labyrinthreflex beruht, so muß man annehmen, daß dieser sehr bald nach der Operation entweder optisch oder auf andere Weise zentral kompensiert und aufgehoben wird.

Ob und wie lange nach einseitiger Labyrinthexstirpation rotatorische Augendeviationen bei den verschiedenen Tierarten auftreten, ist noch nicht genauer untersucht worden. Sofort nach der Operation findet man bei der Katze eine rotatorische Deviation der Augen in dem Sinne, daß dieselben mit dem oberen Pol der Cornea nach der operierten Seite rotiert sind.

B. Zu den *vorübergehenden* Symptomen nach einseitiger Labyrinthexstirpation, welche vom intakten Labyrinth ausgehenden Reflexen zugeschrieben werden müssen, gehören die folgenden:

Wendung des Kopfes.

Alle Versuchstiere zeigen nach der Operation während kurzer Zeit eine mehr oder weniger starke Wendung des Kopfes nach der operierten Seite. Besonders bei Meerschweinchen, Katzen und Hunden kann diese Wendung unmittelbar nach der Operation noch stärker ausgeprägt sein als die Drehung. Die früher (Bd. XI, S. 1014) beschriebenen Versuche, wobei durch einseitige Einspritzung von Cocain ins Mittelohr von Meerschweinchen das eine

Labyrinth nach und nach ausgeschaltet wurde, haben gezeigt, daß zugleich mit dem Verschwinden anderer tonischer Labyrinthreflexe die Kopfdrehung auftritt und erst später, zugleich mit den Zeichen einseitiger Bogengangslähmung die Kopfwendung. Möglicherweise ist also die vorübergehende Wendung als ein vom intakten Labyrinth ausgehender Bogengangsreflex zu betrachten. Bei Kaninchen und Affen, welche auch längere Zeit nach der Operation besonders bei „Hängelage Kopf unten" eine Kopfwendung zeigen, spielen wahrscheinlich auch tonische Labyrinthreflexe eine Rolle. Es wäre aber auch sehr gut möglich, daß die Kopfwendung prinzipiell auf denselben tonischen Reflexen beruht wie die Kopfdrehung, und nur verschiedene Halsmuskeln beim Zustandekommen von beiden beteiligt sind. Genaue Versuche, um dieses zu entscheiden, sind jedoch bisher nicht ausgeführt worden.

Nystagmus der Augen und des Kopfes.

Bei allen Tierarten tritt im Anschluß an die einseitige Labyrinthektomie ein Nystagmus der Augen und sehr oft auch des Kopfes auf. Der Kopfnystagmus kann aber in vielen Fällen fehlen oder nur sehr schwach angedeutet sein. Für beide gilt, daß die langsame Phase des Nystagmus nach der operierten, die schnelle Phase nach der intakten Seite schlägt. Nur wenn bei der Operation der Octavusstamm stark gereizt wird, kann es vorkommen, daß unmittelbar nach der Operation der Nystagmus mit der schnellen Phase nach der operierten Seite gerichtet ist. Dieses Reizstadium dauert aber immer nur ganz kurze Zeit und wird dann von einem Stadium mit einem Nystagmus nach der umgekehrten Seite abgelöst.

Daß dieser letztere nicht, wie früher wohl angenommen wurde, auf einer Reizung des Octavusstammes der operierten Seite beruht, sondern ein Ausfallsymptom darstellt, geht daraus hervor, daß auch bei schonendster Operation und nach Bepinselung des Octavusstammes mit Cocain am Ende des Eingriffes doch immer dieser Nystagmus auftritt. In sehr seltenen Fällen kann man auch unter diesen Umständen eine kurz dauernde Reizung durch das Cocain wahrnehmen, so daß vorübergehend ein Nystagmus mit der schnellen Phase nach der operierten Seite auftritt, gefolgt von dem typischen Nystagmus in der umgekehrten Richtung. Die Dauer des Nystagmus nach einseitiger Labyrinthexstirpation ist sehr wechselnd, länger als einige Tage dauert er jedoch nie an. Wohl kann man aber, besonders bei Kaninchen, noch längere Zeit nach der Operation diesen Nystagmus durch verschiedene sensible Reize wieder hervorrufen oder ihn wieder bei Unruhe und abnormen Lagen der Tiere spontan auftreten sehen. — Diese Nystagmusbereitschaft für einen Nystagmus mit der schnellen Komponente nach der intakten Seite bleibt öfters noch monatelang bestehen. —

Vorübergehender Tonusverlust der Extremitäten an der operierten Seite.

Über die Ursache dieses Tonusverlustes sind wir bis jetzt noch völlig im dunkeln. Die Dauer ist bei den verschiedenen Tieren sehr wechselnd: bei Katzen und Hunden inkonstant, bei Meerschweinchen von einigen Tagen, bei Affen von über 1 Monat und bei Kaninchen ungefähr von 2 Monaten.

Daß wir mit einem labyrinthären Symptom zu tun haben, geht daraus hervor, daß es sowohl nach Labyrinthektomie als nach Octavusdurchschneidung beobachtet wird. Arndts[1] und MacNally[2] konnten nachweisen, daß auch schon die Punktion des runden Fensters oder des Saccus endolymphaticus genügt, um

[1] Arndts, F.: Neue Beobachtungen über den Zusammenhang zwischen Labyrinth und Extremitätentonus. Pflügers Arch. **212**, 204 (1926).

[2] Mal Nally, W. J.: Experiments on the saccus endolymphaticus in the rabbit. J. Laryng. a Otol. **41**, 349 (1926).

Tabelle 1. Direkte Labyrinthausfallsfolgen bei den verschiedenen Tierarten.

Erfolgsorgan	Reflex		Kaninchen	Meerschweinchen	Katze	Hund	Affe
Hals	Tonische Lab.-Reflexe auf die Halsmuskeln (Maximum, wenn Scheitel unten)		*Grunddrehung, operierte Seite ventralwärts. Wendung nach der operierten Seite*	*Grunddrehung, operierte Seite ventralwärts.* Wendung nach der operierten Seite	*Grunddrehung, operierte Seite ventralwärts.* Wendung nach der operierten Seite.	*Grunddrehung, operierte Seite ventralwärts.* Wendung nach der operierten Seite.	*Grunddrehung, operierte Seite ventralwärts. Wendung nach der operierten Seite.*
	Labyrinthstellreflex (Minimum, wenn intaktes Lab. bei Seitenlage des Kopfes oben steht)		*Kopf möglichst in Seitenlage mit intaktem Lab. oben*	*Kopf möglichst in Seitenlage mit intaktem Lab. oben*	*Kopf möglichst in Seitenlage mit intaktem Lab. oben.*	*Kopf möglichst in Seitenlage mit intaktem Lab. oben*	*Kopf möglichst in Seitenlage mit intaktem Lab. oben*
Rumpf	Tonische La.-Reflexe auf die Rumpfmuskeln		*Grunddrehung*	— (inkonstant, höchstens kurze Zeit)	Grunddrehung	—	—
Beine	Tonische Lab.-Reflexe auf die Gliedermuskeln (*ein* Lab. wirkt auf beide Körperseiten gleich) ?		-	—	—	-	—
			Erschlaffung der Beine auf der operierten Seite (8 Wochen)	Erschlaffung der Beine auf der operierten Seite (einige Tage, nach Cocain fehlend)	Erschlaffung der Beine auf der operierten Seite (inkonstant, am folgenden Tage verschwunden)	Erschlaffung der Beine auf der operierten Seite (inkonstant und nur wenige Stunden)	Erschlaffung der Beine auf der operierten Seite (über 1 Monat)
Augen		rotatorisch	—	—	Oberer Hornhautrand beiders. nach d. Operationsseite[1]	?	?
	Tonische Labyrinthreflexe auf die Augen	vertikal (Maximum, wenn intaktes Lab. bei Seitenlage des Kopfes unten steht)	*Auge der intakten Seite nach oben, der operierten Seite nach unten*	*Auge der intakten Seite nach oben, der operierten Seite nach unten*	Auge der intakten Seite nach oben, der operierten Seite nach unten	Auge der intakten Seite nach oben, der operierten Seite nach unten	?
	Deviation (von den Bogengangsnerven??)	horizontal	inkonstant	inkonstant	nach der Operationsseite	nach der Operationsseite	nach der Operationsseite
	Nystagmus		entgegen der Deviation (manchmal mit horizontaler Komponente)	entgegen der Deviation (manchmal mit horizontaler Komponente)	entgegen der Deviation	entgegen der Deviation	entgegen der Deviation

Dauerfolgen sind *kursiv*, vorübergehende Folgen in gewöhnlicher Schrift gedruckt.

[1] Nicht sicher von tonischen Labyrinthreflexen auf die Augen abhängig.

diese einseitige Erschlaffung hervorzurufen. Bei ihren Versuchen wurden alle anderen Labyrinthausfalls- oder Labyrinthreizungserscheinungen vermißt, und auch bei der später vorgenommenen histologischen Untersuchung wurden in den gut gelungenen Versuchen keine Nebenverletzungen im vestibulären Teil des Labyrinthes angetroffen.

Dagegen tritt der Tonusverlust meistens nicht auf, wenn man bei Meerschweinchen das eine Labyrinth durch Cocaineinspritzung ins Mittelohr ausschaltet[1].

Eine Übersicht über die direkt von den Labyrinthen abhängigen Folgen nach einseitiger Labyrinthexstirpation bei den verschiedenen Tierarten gibt die Tabelle auf S. 75.

2. Nichtlabyrinthäre sekundäre Reflexe nach einseitiger Labyrinthexstirpation. Reflexe infolge der Halsdrehung und Halswendung.

Die nach einseitiger Labyrinthektomie auftretende Halsdrehung und -wendung üben beide einen Einfluß auf den Tonus der Extremitäten aus, und für beide gilt die Regel: die Extremitäten derjenigen Seite, nach der Unterkiefer und Schnauze gerichtet sind (Kieferbeine), werden gestreckt, die Beine der anderen Körperseite (Schädelbeine) bekommen geringeren Strecktonus. Der Einfluß ist am stärksten auf die Vorderpfoten. Daraus folgt ohne weiteres, daß Kopfdrehung und -wendung sich in bezug auf den Tonus der Extremitäten entgegenwirken. Der Einfluß der Kopf*drehung* ist aber viel stärker als der der Kopfwendung. Verschiedene Faktoren wirken in dieser Richtung zusammen. Erstens ist überhaupt bei allen Tieren schon die Kopfdrehung viel stärker wirksam als die -wendung, zweitens ist die Kopfwendung größtenteils nur vorübergehend und dauert nur ein paar Tage nach der Labyrinthektomie, während die Kopfdrehung nach der Operation allmählich zunimmt, und drittens wirkt die Kopfdrehung in demselben Sinne wie der soeben beschriebene direkte labyrinthäre Reflex, welcher einen Tonusverlust der Extremitäten an der operierten Seite zur Folge hat.

Der kombinierte Einfluß von Kopfdrehung und -wendung äußert sich denn auch in den meisten Fällen in Zunahme des Strecktonus an der intakten und in Abnahme an der operierten Seite.

Nur unmittelbar nach der Operation kann besonders bei Meerschweinchen und Katzen die Wendung so stark sein, daß die Extremitäten der operierten Seite vorübergehend mehr gestreckt sind als die der anderen Seite.

Ebenso wichtig wie der Einfluß der abnormen Kopfhaltung auf den Tonus der Extremitätenmuskeln ist der Einfluß derselben auf die Rumpfmuskulatur. Durch die Kopfdrehung und -wendung wird die Rumpfwirbelsäule nach der Kieferseite konkav oder dreht sich so, daß der Rumpf die Drehung des Halses fortsetzt. Diese bekannte spiralige Drehung des Körpers von Tieren mit einseitigem Labyrinthverlust wird bei Hunden und Affen ganz, bei Meerschweinchen zum allergrößten Teile durch die abnorme Kopfstellung verursacht, während bei Kaninchen und Katzen, wie früher beschrieben wurde, auch noch ein direkter labyrinthärer, im selben Sinne wirkender Reflex die spiralige Drehung des Körpers verstärkt.

Wiewohl der Einfluß der abnormen Kopfhaltung auf die Körperstellung einseitig labyrinthektomierter Tiere stets nachweisbar ist, so ist derselbe bei den einzelnen Tierarten doch sehr verschieden. Den größten Einfluß sieht man bei Kaninchen mit ihrer so bekannten charakteristischen Zwangsstellung nach einseitiger Labyrinthexstirpation. Das Vorderbein der intakten Seite ist dann

[1] Magnus, R. u. A. de Kleijn: A contribution concerning the function of the vestibular apparatus. Proc. Akad. Wetensch. Amsterd. **27**, 201 (1924).

stark gestreckt und abduziert, das Hinterbein meistens ebenfalls, obwohl in geringerem Maße. Das Vorderbein an der anderen Seite ist dagegen schlaff, öfters aktiv gebeugt und adduziert. Der Rumpf ist wie oben beschrieben spiralig gedreht. Sobald man aber die abnorme Kopfhaltung durch Geradesetzen des Kopfes gegen den Rumpf aufhebt, so muß man gut zusehen, um überhaupt an dem scheinbar normal dasitzendem Tier die geringen Abweichungen in der Körperstellung erkennen zu können, welche durch die vom intakten Labyrinth ausgehenden direkten Reflexe auf Extremitäten und Rumpfmuskulatur verursacht werden. Umgekehrt muß man schon wenige Tage nach der Operation frei laufende Hunde, Katzen und Affen genau beobachten, um überhaupt die durch die einseitige Labyrinthexstirpation hervorgerufenen Störungen ihres Benehmens zu erkennen. Nur bei der Untersuchung in abnormen Stellungen, besonders bei der Untersuchung in der Luft, treten bei diesen Versuchstieren die Abweichungen in der Körperstellung deutlich zutage.

3. Reizerscheinungen infolge der einseitigen Labyrinthektomie (Rollbewegungen).

Bei Kaninchen gehören die Rollbewegungen zu den auffallendsten Symptomen nach einseitiger Labyrinthexstirpation. Dieselben wurden besonders von Ewald[1] und Winkler[2] ausführlicher beschrieben und analysiert. Doch war es erst durch genaues Studium mit kinematographischen Aufnahmen möglich, eine exakte Analyse vorzunehmen. Die Rollungen werden sehr rasch ausgeführt, und da sowohl Kopf wie Extremitäten und Rumpf zu gleicher Zeit daran beteiligt sind, so ist es unmöglich, sich mit dem bloßen Auge ein genaues Bild von dem Vorgang zu machen. So ist es erklärlich, daß Ewald zu der unrichtigen Auffassung kommen konnte, daß bei den Rollungen die gleichseitigen Beine überhaupt nicht bewegt werden, sondern stets ruhig am Körper angezogen bleiben, und daß nur die gekreuzten Beine die Bewegungen ausführen. Winkler verteilt die Rollbewegungen in zwei Phasen. Bei der ersten Phase dreht das Tier seinen Kopf und Hals bis um ungefähr 180°, wobei das gestreckte Vorderbein der gekreuzten Seite mitgenommen wird. Sobald das Tier dadurch sein Gleichgewicht verliert, beginnt die zweite Phase, wobei es sich mit einer willkürlichen Bewegung herumwirft und dadurch seine hinteren Extremitäten nach der anderen Seite hinüberbringt. Auch diese, obwohl viel genauere Beschreibung, gibt kein richtiges Bild von dem, was wirklich geschieht. Wenn man kinematographische Aufnahmen von vorne, hinten und von beiden Seiten macht und danach die einzelnen Aufnahmen nebeneinander zeichnet und analysiert, so sieht man sofort, worum es sich bei den Rollbewegungen eigentlich handelt.

Die Tiere führen während jeder vollständigen Rollung zwei Sprünge aus: einen Sprung von einer Seitenlage über den Bauch in die andere Seitenlage, den zweiten aus dieser über den Rücken wieder zurück in die ursprüngliche Seitenlage. Daß die Tiere dabei nur wenig vorwärts kommen und statt dessen rollen, wird verursacht durch die spiralige Drehung des Körpers, wodurch sie sich statt vorwärts zu laufen, durch den Raum schrauben. Während der Sprünge wird die spiralige Drehung des Körpers aufgehoben; sobald die Tiere in Seitenlage gelangen, wird diese zuerst wieder hergestellt, bevor der zweite Sprung folgt.

Wenn man die spiralige Drehung des Körpers durch Geradesetzen des Kopfes aufhebt oder ihr Auftreten durch die Durchschneidung der hinteren Cervical-

---

[1] Ewald, J. R.: Physiologische Untersuchungen über das Endorgan des Nervus octavus. Wiesbaden 1892.

[2] Winkler, C.: The central course of the nervous octavous usw. Verh. Akad. Wetensch. Amsterd. II **14**, Nr 1 (1907).

wurzeln vor der Labyrinthexstirpation verhindert, so sieht man keine Rollbewegungen auftreten. Es ist ein merkwürdiger Anblick, ein Kaninchen, das die heftigsten Rollbewegungen ausführt, normal vorwärts springen zu sehen, wenn es bei geradegesetztem Kopf seine Laufbewegungen macht. Die Reizung des Octavusstammes bildet den Hauptanlaß zu den Rollungen. Je roher die Operation ausgeführt wird, besonders im Gebiete des Octavusstammes, desto heftiger und von desto längerer Dauer sind diese Rollbewegungen. Auch Katzen, welche sonst nach Labyrinthektomie keine Rollungen ausführen, können zu denselben gebracht werden, wenn bei der Operation der Octavus sehr stark gereizt wird. Auch ein Affe, bei welchem durch Mangel an Übung die Labyrinthexstirpation sehr lange gedauert hatte und mit einer ziemlichen Blutung verbunden war, zeigte deutliche Rollungen.

Die Rollbewegungen dauern bei Kaninchen meistens nur 1—3 Tage, doch kommt es oft vor, daß sie auch später, wenn sie auf irgendeine Weise gereizt werden, plötzlich einige vollständige Rollbewegungen ausführen.

Wenn es richtig ist, daß die Rollbewegungen Laufbewegungen sind bei einem Tiere, welches durch die Halsdrehung eine spiralige Drehung des Körpers bekommen hat, so müßte es auch gelingen, bei *normalen* Kaninchen Rollbewegungen durch Drehung des Kopfes auszulösen. Dieses ist auch wirklich der Fall. Daß es meistens nicht gelingt, liegt daran, daß die Tiere, wenn man bei ihnen den Hals dreht und sie deshalb festhalten muß, gewöhnlich keine Sprünge ausführen wollen. In den seltenen Fällen, in welchen dieses jedoch gelingt, sieht man vollständige Rollbewegungen auftreten.

4. Kompensationsvorgänge nach einseitiger Labyrinthexstirpation.

Bei allen untersuchten Säugern verschwindet der spontane Nystagmus, welcher unmittelbar nach der einseitigen Labyrinthexstirpation auftritt, schon nach einigen Tagen, wiewohl noch längere Zeit, wie oben beschrieben, eine Nystagmusbereitschaft für einen Nystagmus mit der schnellen Phase nach der intakten Seite bestehen bleibt. Daß hierbei Änderungen der zentralen Innervationen eine Rolle spielen müssen, hat Bechterew[1] gezeigt. Wenn man nach einigen Tagen (meistens genügen schon 4—5 Tage) das andere Labyrinth exstirpiert, so tritt eine *Kopfdrehung* sowie eine *Augendeviation mit Nystagmus* nach der anderen Seite auf, gerade als ob das zuerst entfernte Labyrinth noch intakt wäre. Dieser „Bechterewnystagmus" tritt noch auf, wenn das Großhirn entfernt ist und, wie Spiegel und Démétriades[2] gezeigt haben, ebenfalls noch nach Abtragung des Cerebellums, Verletzung der Vierhügeldächer und Zerstörung der Vestibulariskerne auf der Seite der zweiten Labyrinthexstirpation, er wird aber durch Verletzung der Vestibulariskerne auf der Seite der ersten Labyrinthektomie aufgehoben.

Diese kompensatorische Kopfdrehung wurde bei Katzen noch nach Decerebrierung wahrgenommen und desgleichen bei Katzen, bei welchen vorher die hinteren Cervicalwurzeln durchschnitten worden waren.

Bei Hunden und Affen beteiligen sich an den Kompensationsvorgängen nach einseitiger Labyrinthexstirpation in starkem Maße auch die *optischen Stellreflexe*. Dadurch wird der Kopf während des optischen Fixierens geradegestellt. Besonders bei Affen sieht man sehr oft, daß der Kopf, wenn die Tiere nicht fixieren, deutlich gedreht ist, um sofort in eine normale oder beinahe normale Stellung

[1] Bechterew, W.: Ergebnisse der Durchschneidung des N. acusticus usw. Pflügers Arch. **30**, 312 (1883).

[2] Spiegel, E. u. Th. Démétriades: Die zentrale Kompensation des Labyrinthverlustes. Pflügers Arch. **210**, 215 (1925).

gebracht zu werden, wenn die Tiere ihre Aufmerksamkeit auf einen Gegenstand lenken. Legt man ihnen eine Kopfkappe an, um das optische Fixieren unmöglich zu machen, so sieht man manche Störungen infolge der Labyrinthexstirpation wieder auftreten. Bei Katzen ist der Einfluß der optischen Stellreflexe geringer, obwohl sie auch bei diesen Tieren vorhanden sind. Bei Kaninchen und Meerschweinchen fehlen sie dagegen ganz. Diese benützen jedoch auch ihre Augen, um die Folgen der einseitigen Labyrinthexstirpation zu kompensieren. Diese Kompensation tritt erst einige Monate nach der Operation auf und besteht darin, daß die Tiere durch ihre Augen die abnorme Stellung der Extremitäten zu korrigieren lernen. Die Abduction der gekreuzten und Adduction der gleichseitigen Extremitäten verschwindet, und die Tiere sitzen dann mit gedrehtem Kopfe und spiralig gedrehtem Körper, aber mit symmetrischen Vorderbeinen. Werden die Augen verschlossen, so tritt sofort die Ab- und Adduction der Vorderpfoten wieder auf.

Besonders wichtig für die Kompensation sind auch die verschiedenen *Körperstellreflexe.*

An erster Stelle sind hier diejenigen Körperstellreflexe zu nennen, welche beim sitzenden Tier von den Extremitäten ausgehen. Beim normalen Tier ist der Einfluß dieser Reflexe nicht zu beobachten, da sie von den Extremitäten beider Seiten auf einen symmetrisch sitzenden Körper einwirken. Nach einseitiger Labyrinthexstirpation wirken sie aber auf ein Tier mit stark gedrehtem Kopf ein, und es tritt durch den Körperstellreflex auf den Kopf eine Abnahme der Kopfdrehung auf. Sehr deutlich kann man dieses sehen, wenn man ein einseitig labyrinthloses Kaninchen in Normalstellung in der Luft hält. Der Kopf ist dann um 90° oder mehr nach der operierten Seite gedreht. Sobald man das Tier aber auf den Boden setzt und die Extremitäten den Boden berühren, so wird der Kopf nach der Normalstellung hin gedreht, so daß oft nur eine Drehung von 20° oder 30° übrigbleibt.

Unmittelbar nach der Operation liegen die Versuchstiere, besonders Kaninchen und Meerschweinchen, auf der operierten Seite. Sie können sich nicht aufrichten und fangen meistens an zu rollen, wenn sie es versuchen. Sie lernen es aber oft schon nach einigen Tagen mit Hilfe der Körperstellreflexe auf den Kopf und auf den Körper. Obwohl die Grunddrehung und die Labyrinthstellreflexe auf den Kopf dem Aufrichten aus dieser Seitenlage entgegenwirken, wird durch den Körperstellreflex auf den Kopf zuerst der Kopf nach der Normalstellung hingedreht, und der Rumpf sitzt durch den Körperstellreflex auf den Körper auf, auch ohne daß der Kopf die richtige Normalstellung erreicht hat.

Parallel mit dem Fortschreiten der Kompensation geht das Verschwinden von einigen typischen Symptomen, welche man beim Laufen von Tieren nach einseitiger Labyrinthexstirpation beobachten kann. Es sind die Uhrzeiger- und Manegebewegungen und das seitliche Abweichen beim Laufen. Kurz nach der Operation erkennt man hieran schon aus größerer Distanz die operierten Tiere, auch Hunde und Katzen, wenn sie mit normalen Tieren zusammen sind. Die Manege- und Uhrzeigerbewegungen kommen hauptsächlich durch die abnorme Kopf- und Rumpfstellung zustande, während das seitliche Abweichen nach der operierten Seite dem einseitigen Tonusverlust der Extremitäten zugeschrieben werden muß.

Zusammenfassend kann man sagen, daß bei allen Tierarten längere Zeit nach der Operation eine weitgehende Kompensation der Folgen einseitiger Labyrinthexstirpation auftritt. Bei Kaninchen erreicht diese nur einen beschränkten Grad, so daß die Tiere selbst Jahre nach der Operation deutlich an ihren typischen Zwangsstellungen zu erkennen sind. Bei Hunden und Affen kann die Kompen-

sation dagegen so vollständig werden, daß sie kaum von normalen Tieren zu unterscheiden sind. Bei Katzen bilden die Kompensationsvorgänge sich weiter aus als bei Kaninchen, erreichen jedoch nie einen solchen Grad wie bei Affen.

B. Folgen der doppelseitigen Labyrinthexstirpation.

Über das Verhalten von Tauben und Hunden nach doppelseitiger Labyrinthexstirpation liegen schon ältere Beschreibungen u. a. von Breuer[1], Ewald[2] und Bechterew[3] vor. Die folgende Beschreibung stützt sich auf das Verhalten von labyrinthlosen Katzen, Hunden und Affen, welche monatelang nach der doppelseitigen Labyrinthexstirpation im hiesigen Laboratorium beobachtet wurden[4]. Bis vor kurzem war es nicht möglich, labyrinthlose Kaninchen und Meerschweinchen längere Zeit am Leben zu erhalten. Auch in der Literatur findet man öfters angegeben, daß derartige Tiere nach der Operation schnell abmagern und zugrunde gehen. Es hat sich aber herausgestellt, daß dieses nicht der Operation selber, sondern Nebenverletzungen zugeschrieben werden muß. Bei Kaninchen und Meerschweinchen ist es sehr schwer zu vermeiden, daß bei der Labyrinthektomie der Nerv. facialis mitverletzt wird. Bei der einseitigen Entfernung des Labyrinthes hat dieses meistens keine üblen Folgen, die Tiere können auch mit einseitig gelähmtem Facialis gut essen. Wird die Operation aber doppelseitig ausgeführt, so können die Tiere sich nicht mehr genügend ernähren. Das Futter bleibt ihnen im Munde stecken. Diese Nebenverletzung des Facialis kann man aber vermeiden, wenn man die Operation unter einem Präpariermikroskop ausführt. Auf diese Weise war es möglich, auch Kaninchen monatelang nach doppelseitiger Labyrinthexstirpation am Leben zu erhalten. Genaue systematische Untersuchungen solcher Tiere sind jedoch noch nicht gemacht worden. Wenn man ein Kaninchen längere Zeit nach der doppelseitigen Labyrinthexstirpation beobachtet, und es mit einem zu gleicher Zeit einseitig operierten Tier vergleicht, so ist am auffallendsten, daß das erste viel geringere Störungen zeigt als das zweite. Wie früher beschrieben, sitzt das einseitig operierte Tier in einer sehr charakteristischen Zwangshaltung, mit nach der operierten Seite gedrehtem Kopf und spiralig gedrehtem Rumpf, während die Extremitäten ab- bzw. adduziert gehalten werden. Das doppelseitig labyrinthektomierte Tier dagegen sitzt ganz symmetrisch, und auch beim Vorwärtsspringen werden kaum Störungen gesehen. Auffallend bei derartigen Tieren ist nur, daß sie öfters den Kopf hintenüberschlagen und denselben dann längere Zeit in dieser abnormen Stellung lassen.

Auch Katzen mit doppelseitigem Labyrinthverlust sind längere Zeit nach der Operation kaum von normalen Tieren zu unterscheiden. Beim Laufen auf ebenem Boden sind die Bewegungen beinahe ebenso elegant wie von einer normalen Katze, nur ist auffallend, daß sie sich beim Laufen viel häufiger nach rechts und links umsehen, und daß sie oft in Zickzacklinien laufen, was nie so lautlos vor sich geht wie bei normalen Katzen. Auch die Muskelkraft ist nicht vermindert. Sie lernen wieder kräftige weite Sprünge zu machen, auf den Hinterbeinen zu stehen usw. Diese weitgehende Kompensation verdanken die Tiere neben den

---

[1] Breuer, J.: Beitrag zur Lehre vom statischen Sinn usw. Wien. med. Jb. **1875**.

[2] Ewald, J.: Physiologische Untersuchungen über das Endorgan des Nervus octavus. Wiesbaden 1892.

[3] Bechterew, W.: Ergebnisse der Durchschneidung des N. acusticus usw. Pflügers Arch. **30**, 312 (1883).

[4] Magnus, R. u. W. Storm v. Leeuwen: Die akuten und die dauernden Folgen usw. Pflügers Arch. **159**, 157 (1914). - Magnus, R.: Körperstellung und Labyrinthreflexe beim Affen. Ebenda **193**, 396 (1922).

verschiedenen Körperstellreflexen besonders den Augen. Man braucht dann, sogar Monate nach der Operation, die Tiere nur in der Luft mit Kopfkappe zu untersuchen und auf diese Weise die verschiedenen Körperstellreflexe und optischen Eindrücke auszuschalten, um eine totale Desorientierung auftreten zu sehen. Dieses ist auch die Ursache, daß labyrinthlose Tiere nicht mehr schwimmen können. Unter Wasser mit ausgeschalteten Körperstellreflexen und fehlender optischer Orientierung ertrinken die Tiere rettungslos.

Auch das Springen nach unten wird nie mehr tadellos ausgeführt. Hier ist es hauptsächlich der Verlust des Reflexes der Sprungbereitschaft, welcher das normale Springen unmöglich macht. Durch diesen Reflex ist es dem normalen Tiere möglich, das Körpergewicht beim Erreichen des Bodens durch die gestreckten Extremitäten aufzufangen. Auch wenn die Tiere schließlich von einem Tische usw. herunterspringen lernen, so geschieht dieses doch nie lautlos, und öfters mißlingt der Sprung vollkommen, so daß die Tiere auf den Bauch fallen oder mit dem Kopfe auf den Boden schlagen.

Nach doppelseitiger Labyrinthexstirpation fehlt den Tieren auch das Vermögen, sich beim freien Fall in der Luft umzudrehen und stets in richtiger Stellung auf den Boden zu kommen. Schon früher wurde genauer beschrieben, daß hierbei die Labyrinthstellreflexe und der Reflex der Sprungbereitschaft eine große Rolle spielen. Bei labyrinthlosen Tieren fehlen diese beiden Reflexe. Dazu kommt, daß bei der Schnelligkeit der Bewegungen die optischen Stellreflexe nicht kompensierend eintreten können.

Die weitgehende Kompensation kommt übrigens nicht rein reflektorisch zustande. Daß die Tiere nur durch fortgesetztes Üben sich fast wie normale Tiere zu verhalten lernen, kann man daran sehen, daß sie bei ungewohnten Verhältnissen sofort wieder dieselben ernsteren Störungen zeigen, wie direkt im Anschluß an die doppelseitige Labyrinthektomie.

Kurze Zeit nach einem derartigen Eingriff sitzen die Tiere meist aufrecht im Käfig. Der Kopf ist nicht gedreht, zeigt aber ein starkes Schwanken mit deutlichem Pendeln in horizontaler und vertikaler Richtung. Das Laufen ist in den ersten Tagen unmöglich, die Tiere kriechen anfangs nur rückwärts, bald aber auch vorwärts durch das Zimmer. Erst nach einigen Tagen fangen sie auch an zu laufen, breitbeinig mit dem Bauche direkt am Boden, wobei ein großer Teil der Sohlen den Boden berührt, dabei abwechselnd nach links und rechts umfallend. Das schon früher beschriebene Umsehen nach rechts und links ist in den ersten Tagen so stark, daß die Tiere nicht geradeaus laufen können, sondern immer kleinere oder größere Zirkeltouren ausführen.

Im Anfang scheinbar spontan, später hauptsächlich bei Unruhe springen die Tiere wild herum, hämmern mit dem Kopfe auf den Boden und fallen dabei öfters auf die Seite. Beim Versuche zu trinken oder zu essen ist das Kopfhämmern, -schwanken und -pendeln besonders stark ausgeprägt, und sogar Wochen nach der Operation kann man hieran operierte von normalen Tieren unterscheiden. Die Ursache dieser abnormen Kopfbewegungen muß wenigstens teilweise in falschen optischen Eindrücken gesucht werden. Man braucht nur durch Kopfkappe oder bei zahmen Katzen durch einfaches Verschließen der Augenlider mit den Fingern die optischen Eindrücke auszuschalten, um ein sofortiges Aufhören der abnormen Kopfbewegungen zu erzielen. Die Augen, welche beim Zustandekommen der Kompensationsvorgänge solch eine große Rolle spielen, sind also zu gleicher Zeit die Ursache eines Teils der typischen Störungen bei der labyrinthlosen Katze.

Erst ganz allmählich lernen die Tiere beim Laufen Hindernisse überwinden, um schließlich, wie oben beschrieben, auch wieder zu springen, Treppen zu laufen usw. Auffallend hierbei ist, daß die Tiere bei jeder abnormen Lage zuerst anfangen

nach rückwärts zu kriechen, auch wenn sie dadurch (vom Stuhl u. dgl.) herunterfallen. Erst nach wiederholten Versuchen lernen sie, vom Stuhl herunterzuspringen.

Operiert man die Tiere statt ein-, zweiseitig, so sind die Störungen genau dieselben. Nur sind sie weniger stürmisch und werden auch schneller kompensiert.

Die bei zweizeitiger Operation auftretende kurz dauernde sog. „Bechterew-Erscheinung", d. h. Augennystagmus mit der schnellen Phase nach der zuerst und Kopfdrehung nach der zuletzt operierten Seite sind schon oben beschrieben.

Bei Hunden kann man nach doppelseitiger Labyrinthexstirpation dieselben Erscheinungen beobachten wie bei Katzen, nur tritt die Kompensation viel schneller auf. Noch schneller entwickeln sich die Kompensationsvorgänge bei Affen. Kurz nach der Operation zeigen auch diese Tiere dieselben Symptome, wie sie oben für die Katze beschrieben wurden, sie laufen breitbeinig, fortwährend nach rechts und links umsehend, fallen abwechselnd auf die eine oder andere Seite um usw. Auffallend dabei ist, daß die Störungen viel stärker beim Laufen als beim Klettern und Fortbewegen am Gitterdach sind. Sehr bald aber lernen die Tiere durch die Körperstellreflexe, hauptsächlich aber mit Hilfe der optischen Eindrücke die Störungen so zu kompensieren, daß sie sich beim Klettern kaum noch von normalen Affen unterscheiden. Auch lernen sie ziemlich schnell sogar große horizontale Sprünge auszuführen, nur beim Springen nach unten bleibt das Fehlen des Reflexes der Sprungbereitschaft ein bleibendes Hindernis für die Ausführung richtiger Sprünge. Ebensowenig wird ein richtiges Umdrehen beim freien Fall in der Luft wieder erlernt.

C. Folgen der Durchschneidung der obersten cervicalen Hinterwurzelpaare[1].

Die Durchschneidung der obersten cervicalen Hinterwurzelpaare (I, II und III) ist bei Kaninchen technisch schwierig. Genauere Beobachtungen nach diesem Eingriffe liegen denn auch nur von einem Kaninchen vor. Besonders die sehr starke Blutung ist die Ursache, daß die Tiere nach der Operation meistens schnell eingehen. Gerade in der letzten Zeit hat sich aber gezeigt, daß man durch Operation unter dem Präpariermikroskop diese Blutungen größtenteils vermeiden kann. Der Ausführung einer größeren Versuchsreihe liegt also in der Zukunft nichts mehr im Wege. Bei dem früher operierten Tiere wurden nach der Operation nur sehr wenige Störungen gefunden, nur die Vorderpfoten, besonders direkt nach der Operation, wurden gestreckt gehalten. Beim Laufen und Springen zeigte das Tier nur geringe Ungeschicklichkeit. Bei der genauen Untersuchung stellte sich heraus, daß die tonischen Halsreflexe auf die Extremitäten nicht vollständig fehlten. Kopfheben und -senken übte allerdings keinen Einfluß auf den Tonus der Extremitäten mehr aus. Durch Kopfdrehen konnten aber noch deutliche tonische Halsreflexe auf die Vorderpfoten ausgelöst werden, die Halsstellreflexe auf die Rumpfmuskulatur fehlten jedoch vollständig. Dadurch erklärt sich, warum dieses Tier nach einseitiger Labyrinthexstirpation, obwohl bei dieser Operation der N. octavus mit Absicht etwas roh behandelt wurde, überhaupt keine Rollungen ausführte. Bei normalen Kaninchen treten unter diesen Umständen wohl immer Rollungen auf. Über diesen Befund braucht man sich nicht zu wundern, wurde doch oben genauer beschrieben, welch große Rolle die Halsstellreflexe bei den Rollbewegungen spielen.

Eine Durchtrennung der drei obersten Hinterwurzelpaare bei der Katze ist auch ohne Präpariermikroskop viel leichter auszuführen. Bei dieser Tiergattung hebt diese Durchschneidung die tonischen Halsreflexe mit Ausnahme des Vertebra-

[1] Magnus, R. u. W. Storm v. Leeuwen: Die akuten und die dauernden Folgen usw. Pflügers Arch. **159**, 157 (1914).

prominensreflexes vollkommen auf. Da die Vorderbeine erst von C_5 (C_4) an innerviert werden, sind keine Innervationsstörungen derselben zu befürchten.

Nach Durchschneidung der drei oberen Hinterwurzelpaare zeigen die Katzen auffallend geringe Störungen. An den Vorderpfoten kann man schon nach wenigen Tagen überhaupt keine Abweichungen mehr wahrnehmen, die Hinterpfoten werden dagegen beim Laufen gebeugt gehalten. In den ersten Tagen nach der Operation verursacht das Fehlen der Halsstellreflexe ein Schwanken des Hinterkörpers. Die Körperstellreflexe auf den Körper kompensieren diese Störung aber bald, so daß dann nur der knickebeinige Gang der Tiere zu sehen ist. Dieser knickebeinige Gang wird durch das Fehlen der tonischen Halsreflexe auf die hinteren Extremitäten verursacht. Beim normalen Tier verursachen diese beim Laufen, wobei der Kopf gesenkt gehalten wird, eine Streckung der Hinterpfoten.

Daß auch die tonischen Halsreflexe auf die Vorderpfoten fehlen, sieht man am besten, wenn man durch Vorhalten des Futters das Tier veranlaßt, den Kopf zu heben oder zu senken. Die Streckung der Vorderpfoten beim Kopfheben, die Beugung beim Kopfsenken fehlt bei allen Tieren unmittelbar nach der Operation. Allmählich tritt auch hier eine teilweise Kompensation durch die tonischen Labyrinthreflexe ein. Bei Tieren mit überwiegenden Labyrinthreflexen kann die Kompensation eine beinahe vollständige werden, beim Überwiegen der tonischen Halsreflexe tritt jedoch eine so weitgehende Kompensation nicht auf.

Wird bei Katzen mit durchtrennten Hinterwurzeln die einseitige Labyrinthexstirpation ausgeführt, so fehlen danach diejenigen Erscheinungen, welche bei normalen einseitig labyrinthlosen Katzen durch die Drehung bzw. Wendung des Kopfes verursacht werden. Dadurch erklärt sich, daß derartige Tiere beim Laufen nicht nach der operierten Seite abweichen oder umfallen, nicht breitbeinig sitzen, mit andern Worten weniger Abweichungen zeigen als die normalen einseitig labyrinthektomierten Tiere.

Umgekehrt zeigen Katzen ohne Halsreflexen nach doppelseitiger Labyrinthexstirpation ernstere Störungen als Tiere, welche nach der doppelseitigen Labyrinthektomie noch über Halsreflexe verfügen. Außer bei den stürmischen Erscheinungen, welche unmittelbar nach der Operation auftreten, ist der Unterschied auch noch längere Zeit nach dem Eingriff deutlich zu erkennen. Hält man labyrinthlosen Katzen ohne Halsreflexe ein Stück Fleisch vor, so sieht man, daß die Extremitäten beim Heben und Senken des Kopfes unbeeinflußt bleiben, während bei normalen labyrinthlosen Tieren die tonischen Halsreflexe kompensierend für den Verlust der Labyrinthe eintreten. Wohl lernen die labyrinthlosen Tiere auch ohne Halsreflexe gut zu stehen, zu sitzen, zu laufen und horizontale Sprünge ausführen, wie früher für die normalen labyrinthlosen Katzen beschrieben wurde. Nur das Vermögen, frei auf den Hinterbeinen zu stehen, welches labyrinthlose Katzen mit intakten Halsreflexen allmählich wieder erwerben, fehlt bleibend bei labyrinthlosen Katzen ohne Halsreflexe. Daß nicht der allgemeine Tonusverlust die Ursache dieses Unvermögens ist, geht schon daraus hervor, daß die Tiere imstande sind, kräftige Sprünge auszuführen.

D. Folgen der Ausschaltung der verschiedenen Stellreflexe[1].

Durch Verabreichung von Alkohol an Kaninchen ist es Versteegh gelungen, die verschiedenen Stellreflexe nacheinander auszuschalten und das Verhalten derartiger Tiere zu studieren.

[1] Versteegh, C.: Beiträge zur Pharmakologie der Körperstellung usw. IV. Mitt. Der Einfluß des Alkohols auf die Stellreflexe. Acta oto-laryng. (Stockh.) **4**, 394 (1922). — Kleitman, N. u. R. Magnus: Beiträge zur Pharmakologie der Körperstellung usw. X. Mitt. Asphyxie. Pflügers Arch. **205**, 142 (1924).

Anfangs waren alle Stellreflexe normal, nur die Progressivreaktionen fehlten. In diesem Stadium konnten keine deutlichen Störungen an den Tieren beobachtet werden. Das nächste Stadium kennzeichnete sich durch das Verschwinden der Halsstellreflexe. Oft wurden noch normale Laufbewegungen ausgeführt, meistens waren aber die Bewegungen unsicherer und die Tiere fielen oft auf die Seite.

Im dritten Stadium verschwanden die Körperstellreflexe auf den Körper, während der Körperstellreflex auf den Kopf und der Labyrinthstellreflex noch vorhanden waren. Das Tier war jetzt nicht mehr imstande, die Normalstellung des Körpers aufrechtzuerhalten. Nur die Normalstellung des Kopfes, ausgelöst durch den Körperstellreflex und den Labyrinthstellreflex auf den Kopf, blieb noch erhalten. Nachdem im letzten Stadium auch noch der Labyrinthstellreflex und kurz darauf der Körperstellreflex auf den Körper verschwunden waren, verfügte das Tier über keinen einzigen Stellreflex mehr und lag hilflos in Seitenlage.

Bei den übrigen Narcoticis[1] ist im allgemeinen die Reihenfolge die gleiche, nur werden hier die Halsstellreflexe schwerer gelähmt. Dasselbe gilt für die Asphyxie[2]. Dieses ist von Bedeutung für die Entwicklung des Bildes der Erstickungskrämpfe. Parallel mit der schrittweisen Lähmung der Körperstellreflexe auf den Körper, dem Labyrinthstellreflex und schließlich dem Körperstellreflex auf den Kopf werden anfangs normale Lauf- und Sprungbewegungen und am Ende Streck- und Zappelkrämpfe mit Opisthotonus bei reiner Seitenlage des Tieres ausgeführt.

V. Die Lage der für die Körperstellung wichtigen Zentren.

Vor kurzen hat Rademaker[3] auf Grund von im hiesigen Institut hauptsächlich von ihm selbst ausgeführten Untersuchungen die Lage der verschiedenen Zentren zusammenfassend beschrieben.

Diese Zusammenfassung möge hier folgen:

„Die Thalamustiere haben eine völlig normale Muskeltonusverteilung und eine intakte Stellfunktion (bei der Thalamuskatze fehlen die optischen Stellreflexe). Thalamustiere sitzen, stehen, laufen und springen mit ganz normaler Muskeltonusverteilung. Sie bewegen sich mit normaler Koordination. Sie fallen bei Bewegungen nicht um. Fallen sie hin, so richten sie sich gleich wieder auf.

Die decerebrierten Tiere haben die Sherringtonsche Enthirnungsstarre. Sie sind völlig starr und liegen mit gestreckten Gliedmaßen und Rumpf dauernd auf der Seite. Der Streckmuskeltonus von Nacken, Rücken, Schwanz und Extremitäten ist erhöht. Die Tiere liegen, ohne jeglichen Versuch sich aufzurichten, auf der Seite. Auf die Beine gestellt, knicken sie nicht ein. Bei der geringsten Bewegung aber fallen sie um und bleiben wieder auf der Seite liegen.

Die Thalamustiere besitzen:

a) eine normale Muskeltonusverteilung, b) Labyrinthstellreflexe, c) Körperstellreflexe auf den Körper, d) Körperstellreflexe auf den Kopf, e) Halsstellreflexe.

Decerebrierte Tiere haben:

a) erhöhten Strecktonus, b) Halsstellreflexe.

Alle übrigen Stellreflexe (b, c, d) fehlen.

---

[1] Magnus, R.: Körperstellung, S. 647. (Versuche von Versteegh.) Berlin: Julius Springer 1924.

[2] Kleitman, N. u. R. Magnus: Beiträge zur Pharmakologie der Körperstellung usw. X. Mitt. Asphyxie. Pflügers Arch. **205**, 142 (1924).

[3] Rademaker, G. G. J.: Die Bedeutung der roten Kerne und des übrigen Mittelhirns für Muskeltonus, Körperstellung und Labyrinthreflexe. Dissertation. Deutsch von E. le Blanc. S. 291–295. Siehe auch dort für Literatur. Berlin: Julius Springer 1926.

Die Untersuchung der Ursachen für das Auftreten des völlig anderen Zustandes nach SHERRINGTONschen Mittelhirnquerschnitten ergab:

I. Der Unterschied zwischen einer Thalamuskatze oder einem Thalamuskaninchen mit normalem Muskeltonus und normaler Stellfunktion und einer decerebrierten Katze oder einem Kaninchen mit Enthirnungsstarre beruht hauptsächlich auf dem verschiedenen Verhalten der Funktionen der roten Kerne. Bei den ersten sind die Funktionen der roten Kerne erhalten, bei den decerebrierten Tieren sind sie aufgehoben.

II. Mit Aufhebung der Funktionen der roten Kerne geht bei Katze und Kaninchen die normale Muskeltonusverteilung in einen Zustand mit erhöhtem Strecktonus über, auch bei völlig intaktem übrigem Gehirn[1].

III. Mit Aufhebung der Funktionen der roten Kerne fallen bei Katze und Kaninchen die Labyrinthstellreflexe und die Körperstellreflexe auf den Körper fort. Die Stellfunktion wurde dadurch so gestört, daß die Tiere sich nicht aufrecht setzen konnten, auch wenn das übrige Gehirn völlig intakt war.

IV. Die roten Kerne sind bei Katze und Kaninchen die Zentren, welche die normale Muskeltonusverteilung aufrechterhalten. Sie behalten diese Fähigkeit auch nach Exstirpation des Großhirns mit Corpora striata und Thalami optici und mit dem oral von den roten Kernen gelegenen Mittelhirnteil, ebenso nach Entfernung des Mittelhirndaches mit Corpora quadrigemina.

V. Die roten Kerne sind bei Katze und Kaninchen die Zentren der Labyrinthstellreflexe. Diese Reflexe bleiben über diese Kerne noch nach Exstirpation des ganzen Großhirns mit Corpora striata, mit Thalami optici und mit dem oral von den roten Kernen gelegenen Mittelhirnteil erhalten, ebenso nach Abtrennung des Mittelhirndaches mit Corpora quadrigemina und auch nach Kleinhirnexstirpation.

VI. Die roten Kerne sind bei Katze und Kaninchen die Zentren der Körperstellreflexe auf den Körper. Diese Reflexe bleiben über diese Kerne noch nach Exstirpation des Großhirns mit Corpora striata und Thalami optici erhalten. Beim Kaninchen können sie noch nach Exstirpation des am meisten oral gelegenen Mittelhirnteiles und auch noch nach Abtrennung der Corpora quadrigemina auftreten.

VII. Die Körperstellreflexe auf den Kopf gehen nicht über die roten Kerne. Sie verschwinden immer nach SHERRINGTONscher Enthirnung zwischen vorderen und hinteren Corpora quadrigemina. Wie die Untersuchung nach doppelseitiger Labyrinthexstirpation zeigte, liegen die Zentren dieser Reflexe beim Kaninchen caudal von dem Niveau, das durch den Vorderrand der Corpora quadrigemina anteriora und durch die Hirnstiele gerade vor den Ursprungsstellen der Nervi oculomotorii verläuft. Also caudal von dem Niveau, das gerade vor den Spitzen oder durch die Spitzen der kleinzelligen roten Kerne liegt.

VIII. Die Zentren der Körperstellreflexe auf den Kopf liegen also wahrscheinlich im Mittelhirn, ungefähr im selben Niveau wie die roten Kerne. Diese Stellreflexe bleiben über diese Zentren noch erhalten, wenn, außer beiden Labyrinthen, das Großhirn mit Corpora striata, mit Thalami optici und mit dem oral von den roten Kernen gelegenen Mittelhirnteil exstirpiert ist.

IX. Bei Katzen gibt es außer Körperstellreflexen auf den Kopf auch noch Kopfstellreflexe auf den Kopf. Sie werden durch Erregungen aus der Kopfoberfläche ausgelöst.

X. Die Zentren der bei Thalamustieren und bei decerebrierten Tieren nachweisbaren Halsstellreflexe müssen bei Katzen und Kaninchen caudal von dem

[1] Bei Katzen ist jedoch nach Durchtrennung der FORELschen Kreuzung bei *intaktem Großhirn* die Starre viel weniger stark als bei decerebrierten Tieren.

vorderen Ponsteil liegen. Beim Kaninchen müssen die Zentren der Halsstellreflexe auf das Becken caudal von dem Niveau gelegen sein, das hinter den Corpora quadrigemina anteriora und durch den Hinterrand des Corpus trapezoides verläuft. Halsstellreflexe können auch noch nach Kleinhirnexstirpation vorhanden sein.

XI. Eine Durchtrennung der cortico-spinalen Pyramidenbahnen verursacht weder bei Katze und Kaninchen (Thalamustiere!), noch bei Hunden (Goltz, Starlinger, Rothmann, Dusser de Barenne, Zeliony u. a.), noch bei Macacus (Economo und Karplus, Karplus und Kreidl) Hypertonie. Ebensowenig tritt Hypertonie bei anthropoiden Affen auf nach partieller doppelseitiger Entfernung des Ursprungsgebietes dieser Bahnen (Leyton und Sherrington).

XII. Bei Katze und Kaninchen verursacht die Fortnahme der Corpora striata keine Hypertonie. Auch bei Hunden tritt nach Wegnahme des größten Teiles dieser Corpora mit Degenerationen in den übrigen Teilen keine Hypertonie auf (Goltz, Gordon, Holmes, Dusser de Barenne-Brouwer). Sie fehlt auch bei Macacus nach doppelseitiger Entfernung des größten Teiles dieser Corpora (Karplus und Kreidl) und bei anthropoiden Affen nach einseitiger oder doppelseitiger Läsion der Corpora striata (Kinnier Wilson, Lewy).

XIII. Bei der Katze verursacht doppelseitige fast völlige Zerstörung der Substantia nigra keine Hypertonie. Ebenso tritt bei der Katze und bei Macacus nach doppelseitiger querer Durchtrennung der Substantia nigra keine Hypertonie auf (Economo und Karplus). Bei der Katze bewirkt der einseitige völlige Zellverlust der Substantia nigra (Magnus, Winkler), beim Hunde der doppelseitige völlige Zellverlust der Substantia nigra (Goltz-Gordon, Holmes) keine Hypertonie. Die Hypertonie fehlte auch, wenn gleichzeitig die Pyramidenbahnen durchtrennt waren.

Aus Kaninchenversuchen geht weiter hervor:

XIV. Die Zentren der Liftreaktion und der Sprungbereitschaft liegen caudal von dem Niveau, das dorsal hinter den Corpora quadrigemina posteriora und ventral durch die caudale Ponshälfte verläuft.

XV. Kopfdrehnystagmus und Kopfdrehnachnystagmus können beim Kaninchen noch nach einem Querschnitt dicht oral von den Corpora quadrigemina posteriora und gerade vor dem oralen Ponsrande ausgelöst werden. Bei einem Kaninchen wurde nach einem Querschnitt dicht vor dem Pons, aber hinter den Corpora quadrigemina posteriora, noch ein Kopfdrehnystagmus beobachtet. Nach Kleinhirnexstirpation wurden noch beide Reaktionen beobachtet.

XVI. Kompensatorische verticale Augenstellungen können beim Kaninchen noch nach einem Mittelhirnquerschnitt dicht vor den Spitzen oder durch die Spitzen der Oculomotoriuskerne auftreten. Diese Reaktionen benötigen also keine oral von den Augenmuskelkernen gelegenen Zentren.

XVII. Kompensatorische rotatorische Augenstellungen können nach einem Mittelhirnquerschnitt gerade zwischen den Oculomotorius- und Trochleariskernen noch schwach erhalten bleiben. Sie sind beim Kaninchen nach einem Querschnitt durch die Oculomotoriuskerne noch stark vorhanden.

XVIII. Vertikale Augendrehreaktionen und Augendrehnachreaktionen können nach einem Mittelhirnquerschnitt dicht vor den Spitzen oder gerade durch die Spitzen der Oculomotoriuskerne noch vorhanden sein.

XIX. Rotatorische Augendrehreaktionen und Augendrehnachreaktionen bleiben nach einem Mittelhirnquerschnitt gerade zwischen Oculomotorius- und Trochleariskernen noch erhalten.

XX. Vertikaler Augendrehnystagmus und vertikaler -nachnystagmus können noch nach einem Querschnitt vorhanden sein, der durch die Corpora

quadrigemina anteriora, durch das Corpus mammillare und nicht mehr als 2 mm oral von den Oculomotoriuskernen verläuft.

XXI. Rotatorischer Augendrehnystagmus und -nachnystagmus können nach einem Mittelhirnquerschnitt durch die Corpora quadrigemina anteriora, durch die Oculomotoriuskerne und durch die Hirnstiele vor den Nervi oculomotorii noch vorhanden sein.

XXII. Horizontaler Augendrehnystagmus und -nachnystagmus können noch nach einem totalen Querschnitt vor den Corpora quadrigemina posteriora und ventral dicht vor dem Pons, also nach fast völliger Abtrennung des Mittelhirnes, ausgelöst werden. Eine horizontale Augendrehreaktion mit Nachreaktion wurde noch nach totaler Mittelhirnexstirpation beobachtet.

XXIII. Alle labyrinthären Augenreaktionen können vorhanden sein:

a) nach Abtrennung aller oral vom Mittelhirn gelegenen Zentren;

b) nach Entfernung des Mittelhirndaches mit Corpora quadrigemina, dorsal von den Augenmuskelkernen;

c) nach Querdurchtrennung des dorsalen Mittelhirnteiles, abwärts von den Trochleariskernen;

d) nach Spaltung des caudalen Mittelhirnteiles durch einen Stich, der zwischen den Corpora quadrigemina, zwischen den beiden Oculomotoriuskernen, zwischen den beiden Trochleariskernen, zwischen den Fasciculi longitudinales posteriores, zwischen den beiden roten Kernen, durch die Forelsche Kreuzung bis in das Ganglion interpedunculare hindurchgeht; ferner

e) nach Kleinhirnexstirpation.

Weder für das Zustandekommen einer normalen Muskeltonusverteilung, noch für das Auftreten der verschiedenen Stellreflexe, der verschiedenen Drehreaktionen, der kompensatorischen Augenstellungen, noch für die Liftreaktion und die Sprungbereitschaft benötigt das Kaninchen Zentren, die oral von der Ebene liegen, welche dicht vor den Oculomotoriuskernen und den roten Kernen verläuft."

Körperhaltung und Körperstellungen bei wirbellosen Tieren.

Von

W. v. Buddenbrock

Kiel.

Mit 10 Abbildungen.

Wichtigste Literatur.

Alverdes, F.: Stato-, Photo- und Tangoreaktionen bei zwei Garneelenarten. Z. vergl. Physiol. **4** (1926). — Bethe, A.: Das Nervensystem von Carcinus maenas. Arch. mikrosk. Anat. **50** (1897), **51** (1898). — Buddenbrock, W. v.: Über die Orientierung der Krebse im Raum. Zool. Jb. Abt. allg. Zool. u. Phys. **34** (1914) — Die vermutliche Lösung der Halterenfrage. Pflügers Arch. **175** (1919). — Demoll, R.: Über die Augen und die Augenstielreflexe von Squilla mantis. Zool. Jb., Abt. Physiol. **27** (1909). — Garrey, W. E.: Light and the muscle tonus of insects. J. gen. Physiol. **1** (1919). — Holmes, S. I.: The reactions of Ranatra to light. J. comp. Neur. **15** (1905). — Kuehn, A.: Versuche über die reflektorische Erhaltung des Gleichgewichts bei Krebsen. Verh. dtsch. zool. Ges. **1914** — Die Orientierung der Tiere im Raum. Jena 1919. — Schlieper, C.: Der Farbensinn von Hippolyte varians. Ebenda **1926**.

Die Haltung des Körpers und der Gliedmaßen ist bei einem jeden Tiere bedingt durch die tonische Kontraktion gewisser Muskelgruppen, und diese Kontraktion ist, wie sich vielfach nachweisen läßt, bedingt durch die Reizung bestimmter Sinnesorgane.

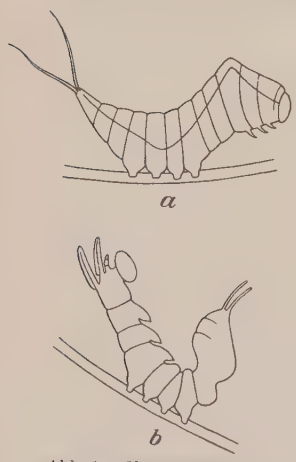


Abb. 1. Charakteristische Haltung hohlorganiger Insektenlarven. *a*) Harpyia vinula; *b*) Stauropus fagi. Original.

Das einfachste derartige Verhalten zeigen die sog. hohlorganigen Tiere, wie Würmer, Raupen usw., deren Leib im wesentlichen einen mit Flüssigkeit gefüllten Schlauch darstellt. Ein solches Tier ist normalerweise prall, sticht man es an, so spritzt die Leibeshöhlenflüssigkeit mit einem gewissen Druck nach außen, was beweist, daß sie sich im Körper unter einem meßbaren Druck befindet. Derselbe kommt dadurch zustande, daß die gesamten Muskeln, welche den Hautmuskelschlauch zusammensetzen, sich in einem tonischen Kontraktionszustand befinden. Sobald der Binnendruck wegfällt, die Muskeln also erschlaffen, wird der ganze Körper sofort vollkommen schlaff. Der Binnendruck ermöglicht den hohlorganigen Tieren nicht nur die charakteristische Haltung, sondern auch die Bewegung. Es fehlen diesen Tieren ganz allgemein die Streckmuskeln. Vorstrecken eines Körperteils geschieht stets in der Weise, daß gewisse Muskeln erschlaffen und der Flüssigkeitsdruck sie dehnt.

Der Nachweis, daß die tonische Kontraktion des Hautmuskelschlauches auf der Einwirkung peripherer Sinnesorgane beruht, ist bisher nur in wenigen

Fällen gelungen. UEXKUELL zeigte, daß der im Schlamm, in selbstgegrabenen Röhren lebende Wurm *Sipunculus nudus* vollkommen erschlafft, wenn er für längere Zeit in einer solchen Röhre liegt. Seine Lebenstätigkeit beschränkt sich offenbar auf das Spiel seiner aus dem Schlamm hervorgestreckten Tentakel, die ihm seine Nahrung zuführen. Nimmt man ein solches Tier aus seiner Röhre, so erweist es sich zunächst als unfähig, irgendeine energische Muskelbewegung auszuführen; erst stärkere Hautreize, die eine längere Zeit gewirkt haben, bringen es in einen Zustand zurück, in dem es seine Grabbewegungen ausführen kann. Welche Sinneszellen hierbei eine Rolle spielen, ist unbekannt, jedenfalls dürften sie in der Haut selbst sitzen.

Ziemlich gleich liegen die Verhältnisse bei der neuerdings von MOORE untersuchten Aktinie *Cerianthus membranaceus*. Dieses normalerweise im Sande lebende Tier vermag den Tonus seines Hautmuskelschlauches nur aufrecht zu erhalten, wenn sein ganzer Körper mit festen Gegenständen in Berührung ist. Läßt man es in eine Glasröhre hineinkriechen, die nur den Mittelkörper bedeckt und Vorder- und Hinterende frei läßt, so hängen die beiden Körperenden schlaff herunter. Außerdem wird der Tonus wesentlich vom Licht beherrscht. Dunkelheit erzeugt ebenfalls eine weitgehende Erschlaffung.

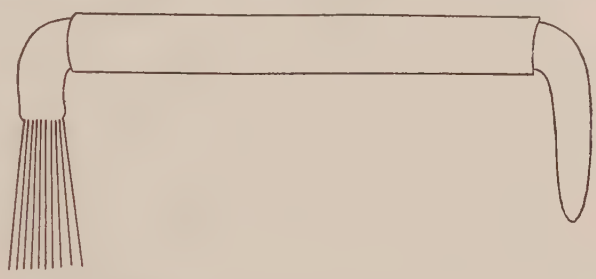


Abb. 2. Haltung der Actinie Cerianthus membranaceus, wenn nur die Mitte des Körpers mit einer festen Oberfläche in Berührung ist. (Nach MOORE.)

Bei allen mit gegliederten Beinen versehenen Tieren beruht die Haltung des Körpers vorwiegend auf dem Muskeltonus der Beine. Im Gegensatz zu den Wirbeltieren ist es bei den Arthropoden in vielen Fällen nachweisbar, daß dieser Tonus abhängt von der Erregung bestimmter Sinnesorgane. Bei den Insekten spielen hierbei die Augen die Hauptrolle, nebenher bei den Fliegen auch die Halteren. Bei den Krebsen sind an der Haltung des Körpers vor allem die Statocysten beteiligt, außerdem die Augen. Die Spinnentiere sind in bezug auf diese Verhältnisse noch nicht untersucht.

Es verdient hervorgehoben zu werden, daß diese Dinge keineswegs prinzipiell von dem verschieden sind, was man bei den Wirbeltieren findet. Auch bei den Säugetieren hängt der Tonus der Beine ohne Zweifel von nervösen Einflüssen ab. So kann man, wie bekannt ist, beim Hunde durch einen Schnitt durch die vordere Hälfte der Medulla oblongata die sog. Enthirnungsstarre herbeiführen, die auf einem Überwiegen des Tonus der Streckmuskeln beruht. Der Tonus der Beugemuskeln rührt also von Impulsen her, die von der vordersten, jetzt abgetrennten Region der Medulla oblongata ihren Ausgang nehmen. Diese zentralen Impulse sind nun ohne Zweifel abhängig von den zahlreichen sensiblen Erregungen, die den betreffenden Hirnteilen von den verschiedensten Sinnesorganen zufließen. Lediglich wegen der unübersehbaren Vielheit dieser Erregungen dürfte es beim Säugetier unmöglich sein, durch Eliminierung des einen oder anderen Sinnesorgans einen entsprechenden Effekt auf den Muskeltonus der Beine zu erzielen. Bei den Arthropoden, bei denen aber meist nur ganz wenige Sinnesorgane an der Speisung dieser Zentren beteiligt sind, macht dies keine Schwierigkeiten.

Bei den Insekten ist es mitunter sehr klar zu sehen, daß die verschiedenen Partieen jedes Auges in fester Beziehung zu bestimmten Muskelgruppen stehen.

Bei normaler Lebenslage, d. h. bei ungefähr gleichmäßiger Belichtung aller Augenteile ist die normale Beinhaltung des ruhenden Insekts die Folge.

Die ausführlichste Darstellung dieser Verhältnisse verdanken wir Garrey, der die große Raubfliege *Proctacanthus* untersuchte.

Wenn man einem solchen Tier die Augen vollkommen schwärzt, so ist nicht nur das Aufhören der spontanen Bewegungen die Folge, sondern man bemerkt auch an ihm eine außerordentliche Mattigkeit und Schwäche. So sind beim Sitzen auf ebenem Grunde alle Beine extrem vom Körper abgespreizt, und der Körper berührt den Boden, als ob ihn die Beine nicht tragen könnten. Versucht man, das Tier mit der Hand zu fangen, so macht es nur schwache Anstrengungen, zu entfliehen. Reizt man es, so macht es höchst ungeschickte und wenig koordinierte Schreitbewegungen, bei denen es häufig auf die eine oder andere Seite fällt.

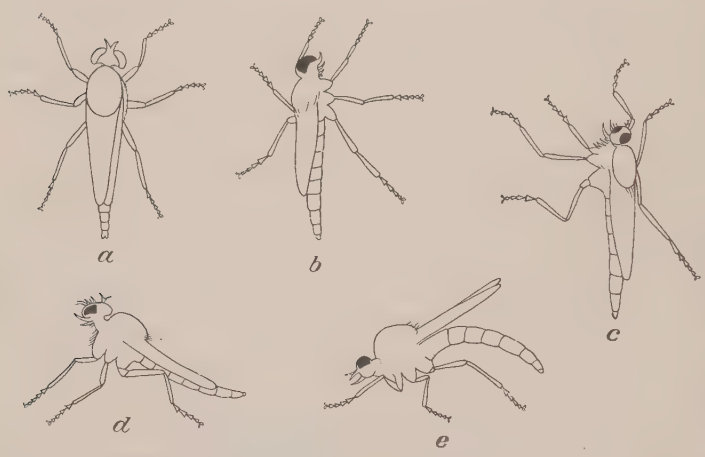


Abb. 3. Haltung der Raubfliege Proctacanthus *a*) normal; *b*) bis *c*) nach Schwärzung verschiedener Augenteile, und zwar *b*) des rechten Auges; *d*) der Unterhälften beider Augen; *e*) der Oberhälften beider Augen; *c*) nach Schwärzung der oberen Hälfte des linken und der unteren Hälfte des rechten Auges. (Nach Garrey.)

Gewinnt man so den Gesamteindruck, daß der Tonus der Beinmuskeln von der Erregung der Augen abhängt, so beweisen die folgenden Experimente, daß eine gesetzmäßige Beziehung zwischen einzelnen Augenteilen und bestimmten Beinmuskeln besteht. Nach Schwärzung des rechten Auges sind die Beine auf der sehenden Seite stark gebeugt und unter den Leib gezogen, während die der rechten maximal gestreckt und vom Leibe abgespreizt gehalten werden. Der Kopf ist um ca. 20—30° gegen den Rumpf verdreht. Schwärzung der unteren Hälften beider Augen bewirkt, daß die Vorder- und Mittelbeine extrem gestreckt und nach vorn gestellt werden. Das Insekt sitzt daher mit steil aufgerichtetem Vorderkörper und dorsalwärts gekrümmten Abdomen da. Genau die entgegengesetzte Haltung weist die Fliege nach Schwärzung der oberen Augenhälften auf. Vorder- und Mittelbeine sind stark gebeugt, der Kopf der Unterlage genähert, das Abdomen ventral gekrümmt. Man sieht deutlich, daß sich die in diesen beiden Experimenten isoliert auftretenden Erregungen im normalen Leben die Waage halten und so die normale Haltung des Tieres bedingen. Schwärzung der Oberhälfte eines und der Unterhälfte des anderen Auges hat die bizarre Stellung der Abb. 3c zur Folge.

Es verhalten sich nicht alle Insekten gleich. Manche Tagfalter wie *Argynnis*, *Vanessa* uw. sowie die Fliege *Tabanus* gehören der gleichen Gruppe wie *Proctacanthus* an. Andere wie *Eristalis* und *Calliphora* reagieren dagegen atypisch. Bei *Eristalis* scheint jedes Auge das gleiche zu leisten, wie beide Augen von Proctacanthus zusammen, d. h. jedes Auge ist hier mit allen Beinmuskeln nervös verbunden. Schwärzung eines Auges hat daher bei dieser Art keinen besonderen Effekt.

Einen sehr wesentlichen Einfluß auf die Haltung der Beine haben auch die Halteren gewisser Fliegen. Die Vertreter der bekannten Gattung *Tipula* nehmen für gewöhnlich in der Ruhelage eine Stellung ein, bei welcher die Beine symmetrisch gesetzt sind und, mäßig gebeugt, den Leib frei tragen. Entfernt man einem solchen Tiere beide Halteren, so ist diese Haltung in der Regel verschwunden (s. Abb. 4). Das Tier besitzt jetzt offenbar nicht mehr die Kraft, die Beine richtig zu setzen und den Körper zu tragen, der vielmehr matt auf den Boden sinkt. Auch zum normalen Gang ist die ihrer Halteren beraubte Tipula nicht mehr imstande.

Es erlaubt diese leicht festzustellende Tatsache einige interessante Rückschlüsse auf die Funktionsweise der Halteren. Ihre charakteristische Wirkung auf den Flug, d. h. auf die Flugmuskeln, hängt mit ihrer Eigenbewegung zusammen, sie schwirren außerordentlich schnell synchron mit den Flügeln und sind nur während dieses Schwirrens aktiv tätig. Die festgeklebte, an ihrer Eigenbewegung gehinderte Haltere ist wirkungslos (vgl. Art.: Flug der Insekten). Wenn das normale Tiere sitzt, arbeiten die Halteren nicht; wenn sie trotzdem einen deutlichen Einfluß auf die Haltung der Beine haben, so beweist dies, daß sie nicht unmittelbar auf die Beine wirken. Sie beeinflussen das Nervensystem und zwar über die Zeit ihrer Schwirrtätigkeit hinaus, und von dem Zustand, in welchem sich das Nervensystem befindet, ist die Haltung des Körpers und der Glieder abhängig.

Abb. 4. Haltung der Fliege Tipula nach Entfernung der Halteren. *a*) Ansicht von der Seite; *b*) von oben. (Nach v. Buddenbrock.)

Während bei den Insekten nur die Lichtreflexe eine Rolle spielen, finden wir bei den dekapoden Krebsen ein kompliziertes Ineinandergreifen von optischen und statischen Reflexen. Die Grundlage unserer heutigen Kenntnisse wurden von verschiedenen Forschern gelegt (Bethe 1898, Kuehn 1914, v. Buddenbrock 1914). Seither hat vor allem Alverdes durch eingehende Studien unser Wissen erheblich erweitert. Hauptsächlich den Schriften dieses Autors ist das Nachfolgende entnommen[1].

Die Haltung, welche die dekapoden Krebse (*Leander*) beim Sitz einnehmen, ist im wesentlichen durch drei Faktoren bedingt. Es kommen in Betracht: 1. die durch die Fußspitzen aufgenommenen Tasteindrücke, 2. die von den Statocysten ausgehenden Reflexe und 3. die optischen Reflexe. Zunächst sei die Körperhaltung betrachtet. Das an anderer Stelle (Bd. XI, 1 S. 791 u. f.) geschilderte Verhalten des frei schwimmenden Krebses zeigt, daß die Haltung desselben vollkommen von den Statocysten beherrscht wird. Von jeder beliebigen Stellung im Raume aus sucht der schwimmende Krebs seine *Normallage* zu gewinnen, bei welcher die Medianebene des Körpers senkrecht und die Längsachse des Körpers einigermaßen horizontal steht. Würde diese sehr starke Abhängigkeit auch für den sitzenden Krebs Geltung haben, so wären dem Tier für die Wahl der festen Gegenstände, an die es sich anklammern kann, sehr enge Grenzen gezogen; es könnte sich lediglich auf wagerechten Flächen niederlassen. Die Erfahrung lehrt etwas ganz anderes: durchaus unbekümmert um die Lage zur Schwerkraft vermag sich das Tier an jeder beliebig geneigten Fläche anzuklammern.

[1] Einige der hier aus den Schriften von Alverdes gezogenen Folgerungen stammen von mir selbst, so daß ich für ihre Richtigkeit allein die Verantwortung trage.

Hieraus folgt generell, daß durch die Tastreize, welche das Tier beim Hinsetzen empfängt, die statischen Reflexe, soweit sie sich auf die Körperhaltung beziehen, gehemmt werden. Die Sitzweise des normalen Krebses ist stets die, daß die Beine einigermaßen symmetrisch gestellt werden, und die Medianebene auf der als Ebene gedachten Unterlage senkrecht stehen (vgl. Abb. 5d, e, f; 6a).

Die hier zu beobachtende Hemmung der Statoreflexe durch die Tangoreflexe läßt sich auch beim freischwebenden Krebse nachweisen. Als erster zeigte dies Kuehn und zwar beim Flußkrebs. Wenn man den normalen Krebs schräg im Wasser hält, fängt die tiefer liegende Seite sofort zu rudern an, während die höher liegende die sog. Haltestellung einnimmt. Hält man das Tier nun aber so,

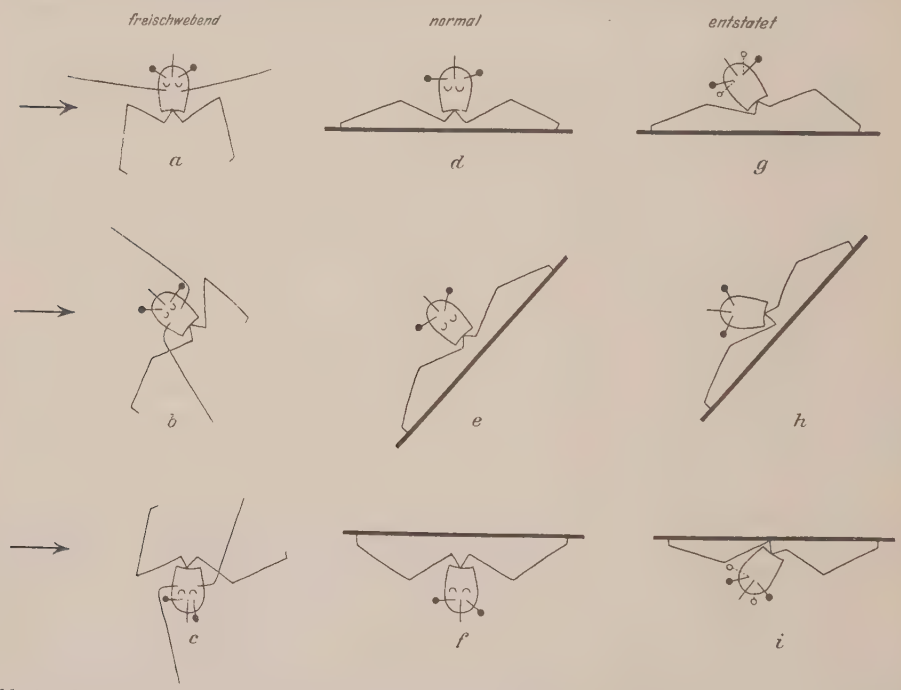


Abb. 5. Verschiedene Haltung von Leander bei Seitenbeleuchtung. *a–f* normales Tier, *a–c* schwimmend, *d–f* sitzend, *g–i* entstatetes Tier. (Nach Alverdes.)

daß die höher liegende Seite die Wasseroberfläche oder irgendeinen festen Gegenstand mit den Füßen berührt, so tritt genau das Entgegengesetzte ein: Jetzt rudert die höhere Seite, offenbar zu dem Zweck, alle Beine, auch die der anderen Seite, mit der festen Unterlage in Fühlung zu bringen.

Die Haltung des festsitzenden *Leander* wird eine völlig andere, sobald man ihm die Statocysten entfernt. Es tritt jetzt plötzlich mit großer Deutlichkeit ein zweiter, bis dahin in seiner Wirkung unsichtbarer Faktor in Erscheinung, nämlich der sog. Lichtrückenreflex (vgl. Bd. XI, 1 S. 794). Der frei schwimmende Krebs hat stets das Bestreben, seinen Rücken dem Lichte zuzukehren. Da das Licht stets von oben ins Wasser einfällt, arbeiten im normalen Freileben die Statocysten und die Augen stets synergistisch, sie unterstützen sich gegenseitig. Auf keinen Fall tritt eine Hemmung des einen Reflexes durch den anderen ein. Wenn das Tier aber sitzt, ist die Situation insofern eine durchaus andere, als, wie wir sahen, die Statoreflexe jetzt erloschen sind. Folglich würde sich nunmehr der Lichtrückenreflex ungehindert auswirken können und wäre in der

Lage, dem Tier je nach der Neigung seiner Unterlage zum Lichteinfall eine unter Umständen sehr unnatürliche Stellung aufzuzwingen. Diese ungewünschte Abhängigkeit wird nun beim sitzenden *Leander* durch eine Hemmung auch des Lichtrückenreflexes aufgehoben, die aber interessanterweise nicht von den Tangoreceptoren der Füße, sondern von den Statocysten ausgeht. Bewiesen wird dies durch die folgende Tatsache: Abb. 6 zeigt bei vertikalem Lichteinfall und schräger Unterlage links den normalen Krebs, rechts den entstateten. Würde in *a* der Statoreflex und der Lichtrückenreflex nicht gehemmt sein, so würde der Körper die senkrechte Stellung einnehmen, die er in *b* zeigt. Würde aber der Lichtrückenreflex ebenfalls durch die Berührung der Füße mit dem Boden gehemmt, so müßte das entstatete Tier die Stellung *a* und nicht die Stellung *b* einnehmen.

Die recht komplizierte Gesamtlage ist also noch einmal kurz zusammengefaßt die folgende: Im Schwimmen arbeiten die Statocysten und die Augen zusammen, sich gegenseitig nach dem Prinzip der doppelten Sicherung unterstützend. Im Sitzen wird der Statoreflex durch den Tastreiz gehemmt und der Lichtrückenreflex durch die Statocysten. Es ist also eine völlige Umschaltung des ganzen Apparates eingetreten. Ein tieferes Verständnis für diesen so verwickelten Mechanismus fehlt uns noch durchaus. Am nächsten liegt wohl die folgende Annahme: Die Hemmung der Statocysten durch die Tastreize besteht darin, daß die Erregungen, die natürlich auch jetzt von den Statocysten zum Zentralnervensystem fließen, nicht zu den Extremitäten weitergeleitet werden, sondern dazu benutzt werden, die von den Augen zum Nervensystem fließenden Erregungen zu vernichten.

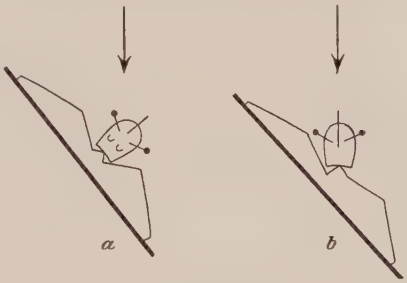


Abb. 6. Verschiedene Haltung des auf schräger Unterlage sitzenden Leander bei Beleuchtung von oben, *a*) normales, *b*) entstatetes Tier. (Nach ALVERDES.)

Die Augenstielbewegungen. Bei allen dekapoden Krebsen sitzen die Augen auf mitunter recht langen Stielen, die beweglich am Kopfe befestigt sind. Die Bewegungen der Augenstiele sind stets reflektorisch, nie willkürlich; sie können jederzeit erzwungen werden. Sie haben in erster Linie die gleiche Bedeutung wie die Augenbewegungen der Wirbeltiere: Konstanterhaltung des Blickfeldes auch bei sich hin und her bewegendem Kopfe. Darüber hinaus haben sie jedoch auch eine große Bedeutung für die Körperhaltung.

Bei allen reptanten Dekapoden werden die Augenstielbewegungen völlig von den Statocysten beherrscht. Es ist also bei einer Taschenkrabbe oder einem Flußkrebs ganz gleichgültig, aus welcher Richtung das Licht kommt: zu jeder Lage, welcher der Körper im Raume einnimmt, gehört eine ihr fest zugeordnete Stellung der Augenstiele (s. Abb. 7). Dies ändert sich auch dann nicht, wenn das Tier sitzt, woraus man den wichtigen Schluß ableiten kann, daß die Hemmung, welche die Statocysten beim Sitzen in bezug auf die Stellungsreflexe des Körpers erleiden, nicht auch für die statisch bedingten Augenstielreflexe gilt.

Neben diesen statischen Reflexen gibt es aber auch rein optisch bedingte Augenstielreflexe. Bei Leander ergibt sich dies schon daraus, daß hier der Einfluß der Statocysten auf die Augenstiele kein so unbedingter ist wie bei der Krabbe. So zeigt der auf horizontaler Grundlage sitzende Leander bei seitlichem Lichteinfall eine etwas andere Augenstellung als bei vertikal von oben kommendem Licht. Bedeutend schärfer treten die optischen Augenstielreflexe natürlich bei entstateten Krebsen hervor. Wenn man einen freischwebenden

Leander in eine Schieflage bringt, so ist stets als erstes zu beobachten, daß die Augenstiele eine Wendung in der Richtung der sogleich eintretenden Drehung des Körpers zu machen (s. Abb. 8). Es gilt dies keineswegs nur für den normalen Krebs, sondern auch für den entstateten, was deutlich den zum Teil optischen Ursprung dieser Reflexe beweist. Der sehr kräftige Ausschlag der Augenstiele geht dann im selben Maße zurück, in welchem sich der Krebs bei seiner Drehung seiner endgültigen Gleichgewichtslage nähert.

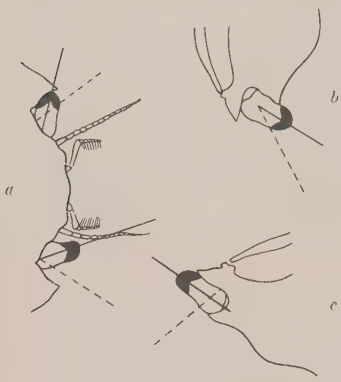


Abb. 7. Statische Augenstielreflexe von Carcinus maenas. Die gestrichelte Linie gibt die Richtung der Augenachse an bei normaler Haltung des Tieres auf horizontalem Boden. *a*) Seitenlage; *b*) Kopf nach unten; *c*) Rückenlage. (Nach Bethe.)

Beim entstateten freischwebenden Leander ist ferner deutlich zu sehen, daß die Augenstielbewegungen ihrerseits nun wieder andere Reflexe, die sog. Augenstielkörperreflexe auslösen. Sie sind vollkommen den Reflexen analog, die beim Säugetier von der Drehung des Halses ihren Ausgang nehmen. Sie beruhen darauf, daß die Veränderung der Stellung der Augenstiele zum Körper als Reiz wirkt, der durch Bewegungen beantwortet wird, die die Wiederherstellung der normalen Beziehungen zwischen Augenstielen und Körper zu erreichen suchen. Ohne diese Reflexe, die trotz ihrer großen Wichtigkeit bisher beinahe völlig übersehen worden sind, wäre z. B. kein ausreichender Grund vorhanden, warum etwa der Krebs in Abb. 8c sich noch weiter drehen sollte, da er durch seine Augenstielbewegungen die richtige optische Einstellung bereits erreicht hat. Die Augenstielkörperreflexe sind also neben den statischen Reflexen die wichtigste Ursache für die Rückdrehung des schwimmenden Krebses in seine Normallage.

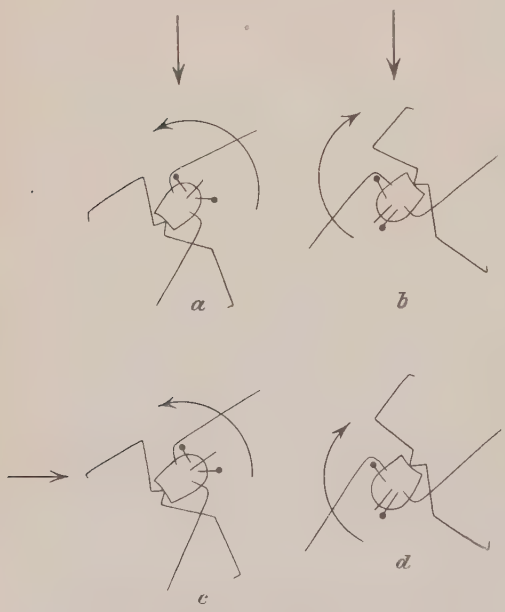


Abb. 8. Optische Augenstielreflexe und Augenstielkörperreflexe des entstateten, freischwebenden Leander: *a*), *b*) Beleuchtung von oben, *c*), *d*) Beleuchtung von der Seite. Die krummen Pfeile bedeuten den Drehsinn des Tieres. (Nach Alverdes.)

Diese Reflexe sind beim normalen sitzenden Leander gehemmt, beim entstateten und sitzenden dagegen deutlich wahrnehmbar und führen hier zu sehr merkwürdigen Bewegungen. Wenn es möglich ist, stellt sich der entstatete Krebs so ein, daß bei normaler Haltung der Augenstiele der Rücken dem Lichte zugekehrt ist. In diesem Falle sind beide Bedingungen erfüllt: Stellung der Augenstiele zum Licht und richtige Stellung der Augenstiele zum Körper (Abb. 6b u. 5h). Es gibt aber auch Situationen, in denen aus rein mechanischen Gründen eine gleichzeitige Erfüllung beider Bedingungen unmöglich ist (Abb. 5g u. i). In diesem Falle wird zwischen beiden Reflexen eine Art von Kompromiß geschlossen, indem sich der Rücken, soweit es eben geht, dem Lichte zukehrt und die Augenstiele nach der Lichtseite hin einen deutlichen Ausschlag machen (punktierte Lage). Nach einiger Zeit geben

aber die Augenstiele ihre unrichtige Lage zum Körper auf und kehren ungeachtet ihrer Stellung zum Licht in ihre zum Rumpf symmetrische Normallage zurück.

Für die Erkenntnis der Bedeutung der Augenstiel-Körperreflexe ist auch ein Vergleich zwischen dem zweiäugigen und dem einäugigen entstateten Leander auf horizontaler und auf schiefer Unterlage von großer Bedeutung.

a) *Horizontale Unterlage, Belichtung von oben.* Der zweiäugige Krebs befindet sich in vollkommener Gleichgewichtslage, der einäugige hingegen nimmt, wie es Abb. 9c zeigt, eine eigentümliche, um 45° geneigte Schieflage ein mit gehobener augentragender Seite. Hieraus folgt, daß sich der zweiäugige keineswegs in einem optisch reizlosen Zustand befindet. Vielmehr herrscht zwischen beiden Augen eine latente Spannung. Jeder Augenstiel sucht seinen Winkel zwischen Lichteinfall und Augenachse zu verringern und zwecks Beibehaltung der normalen Beziehung Augenstiel-Körper diesen so zu drehen, daß er selbst höher zu liegen kommt. Die Ausführung dieser Bewegung wird nur durch die entgegengesetzte Wirkung des anderen Auges verhindert. Nimmt man aber das eine Auge fort, so steht einer Aufrichtung des übrigbleibenden Augenstiels bis zum optimalen Lichteinfall nichts im Wege. Sie wird auch in der Tat ausgeführt, und es wäre damit allen optischen Erfordernissen Genüge getan, wenn nicht die Lage des Augenstiels zum Körper hierdurch verschoben würde.

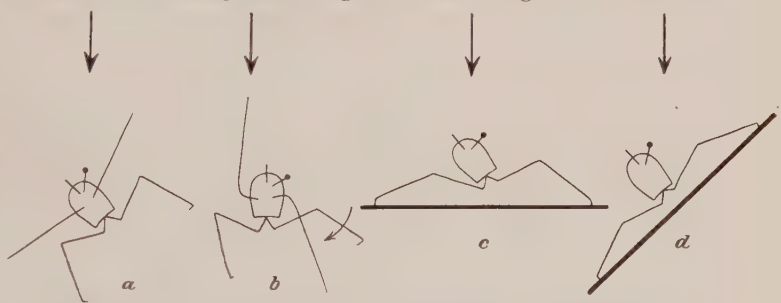


Abb. 9. Körperhaltung des entstateten und einäugigen Leander: *a*) und *b*) freischwebend, *c*) und *d*) sitzend. Belichtung von oben. (Nach ALVERDES.)

Es tritt daher jetzt der Augenstiel-Körperreflex in Erscheinung, welcher den Körper zur augenlosen Seite neigt. Der in Abb. 9c gezeichnete Endzustand stellt die Stellung dar, in welchem beiden Reflexen nach Möglichkeit Genüge getan ist.

b) *Schräge Unterlage.* Der zweiäugige Leander kann sich nicht symmetrisch zur Unterlage einstellen wegen der ungünstigen Lage des lichtabgewandten Auges. Es tritt daher zunächst wiederum eine Drehung der Augenstiele ein und anschließend an sie eine Rumpfdrehung, welche der Ausdruck des Augenstiel-Körperreflexes ist (Abb. 6b). Der einäugige Leander mit gehobener Augenseite befindet sich dagegen sowohl schwebend (Abb. 9a u. d) als auch sitzend in optimaler Lage.

Die Augenstielreflexe statocystenloser Formen. Es gibt unter den Dekapoden eine Reihe von Arten, die zwar sehr bewegliche Augenstiele, aber keine Statocysten besitzen. Bei ihnen übernimmt der Lichtrückenreflex in Verbindung mit den Augenstielreflexen die Rolle des Transversalgeotropismus. Bringt man einen solchen Krebs, z. B. Processa caniculata, zwangsweise in eine schiefe Lage, so treten beim Schweben genau die charakteristischen Bewegungen der Beine, Fühler und Augenstiele auf wie bei einem statocystenbewehrten *Leander*. Ein wichtiger Unterschied ist indessen der, daß die auf eine Körperdrehung hinzielende Wendung der Augenstiele dauernd bestehenbleibt und nicht wie beim entstateten *Leander* nach einiger Zeit wieder der Normalstellung weicht. Ein zweiter wichtiger Unterschied liegt darin, daß einseitige Blendung für die Schwimmlage ohne Einfluß ist, während der entstatete *Leander* unter diesen Umständen eine Schieflage von 45° einnimmt. Es genügt also bei *Processa* bereits ein Auge zur Erhaltung des Gleichgewichts, ebenso wie bei *Leander*

eine Statocyste hierzu ausreicht. Im ganzen läßt sich also feststellen, daß das statocystenlose Tier durch Vervollkommnung der optischen Reflexe den Mangel der Statocysten wettgemacht hat.

Bei gewissen statocystenlosen Arten läßt sich außerdem leicht beobachten, daß auch bei Drehung des Tieres um die Senkrechte, also bei völligem Gleichbleiben aller Schwerkraftsbeziehungen, Bewegungen der Augenstiele auftreten. Sie haben zwar nichts mit der Gleichgewichtserhaltung zu tun, mögen aber der Vollständigkeit halber hier kurz Erwähnung finden. Der einzige, ein wenig näher untersuchte Fall betrifft den kleinen auf Seegras lebenden Krebs *Hippolyte varians* (untersucht von Schlieper). Das Tier hat die Eigentümlichkeit, daß es das Licht, wenn möglich, von hinten in die Augen einfallen läßt; es sitzt also am Seegrasblatt mit dem Kopf nach unten. Außerdem bilden stets beide Augenstiele eine gerade Linie, sie sind also, was wir ja auch bei den anderen Dekapoden sahen, nervös miteinander verkoppelt. Dreht man das auf einer Drehscheibe befindliche Tier von seiner Normallage zum Licht um 90°, so vollführen die Augenstiele eine kompensatorische Gegendrehung um immerhin 20°, suchen also ihr Blickfeld nach Möglichkeit beizubehalten. Es ist wahrscheinlich, daß bei kleineren Winkelbewegungen die Kompensation eine sehr viel bessere ist. Im ganzen läßt sich diese Bewegungsart am besten mit unserem Eisenbahnnystagmus vergleichen.

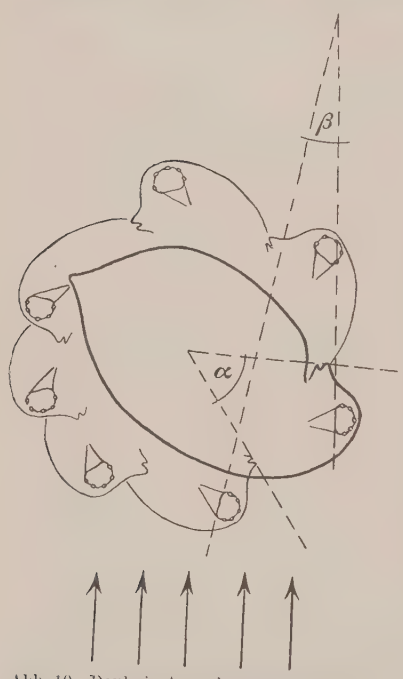


Abb. 10. Daphnia-Augenbewegungen bei verschiedenem Lichteinfall. (Nach v. Frisch und Kupelwieser.)

Kompensatorische Augenbewegungen, die in deutlicher Verbindung mit dem Lichtrückenreflex stehen und sich daher weitgehend mit denjenigen der Dekapoden vergleichen lassen, finden sich endlich auch bei den Daphnien. Der Unterschied ist eigentlich nur ein morphologischer, indem das unpaare Auge nicht als bewegliche Extremität frei vorragt, sondern, im Innern des Körpers gelegen, durch verschiedene Muskelfasern hin und her bewegt werden kann. Das Tier stellt sich normalerweise stets so ein, daß es das Licht vom Rücken her bekommt. Dreht man das unter dem Mikroskop festgelegte Tier um einen bestimmten Winkelbetrag, so vollführt das Auge eine deutliche Gegendrehung (Frisch und Kupelwieser, Abb. 10). Über die biologische Bedeutung dieser Beweglichkeit des Augenapparats ist sehr wenig nachgedacht worden. Wahrscheinlich dient sie dazu, das Tier vor dem Zwange fortwährender kompensatorischer Körperbewegungen zu schützen. Die Schwimmbewegungen der Daphnien sind hüpfend und sehr ungeschickt. Es kann nicht ausbleiben, daß nach jedem Schwimmstoß die Raumlage des Tiers und damit die Lage zum Lichteinfall sich ein wenig verändert (vgl. Art.: Schwimmen der niederen Tiere). Der die Orientierung beherrschende Lichtrückenreflex würde bei feststehendem Auge jedesmal eine kompensatorische Ruderbewegung der Beine zur Folge haben. Indem das bewegliche Auge die Kompensation ausführt, wird der Bewegungsapparat weitgehend entlastet.

Körperstellung und Körperhaltung bei Fischen, Amphibien, Reptilien und Vögeln.

Von

M. H. Fischer

Prag-Tetschen.

Mit 26 Abbildungen.

Zusammenfassende Darstellungen.

Baglioni, S.: Physiologie des Nervensystems. VII. Wirbeltiere. Wintersteins Handb. d. vergl. Physiol. **4**, 336—444. Jena: Fischer 1913. — Borelli, J. A.: Die Bewegung der Tiere. Übersetzt von M. Mengeringhausen. Leipzig: Akad. Verlagsges. 1927. — Buddenbrock, W. v.: Grundriß der vergleichenden Physiologie. Berlin: Bornträger 1924—1928. — Cyon, E. v.: Das Ohrlabyrinth. Berlin: Julius Springer 1908. — Bois-Reymond, R. du: Physiologie der Bewegung. Wintersteins Handb. d. vergl. Physiol. **3** I, 1—248. Jena: Fischer 1914. — Dusser de Barenne, J. G.: Proefondervindelijke Physiologie van het Zenuwsstelsel (Experimentelle Physiologie des Nervensystems). Aus Bouman-Brouwer: Leerboek der Zenuwziekten **1**, 283—474 (1923) — Das Problem der Körperstellung. Jber. ges. Neur. **7**, 1 (1925). — Eckhard, C.: Physiologie des Rückenmarks und des Gehirns. Hermanns Handb. d. Physiol. **2** II, 1—188. Leipzig: Vogel 1879 — Beiträge zur Geschichte der Experimentalphysiologie des Nervensystems. Geschichte der Experimentalphysiologie des Froschhirns. Beitr. Anat. u. Physiol. **10**, 67—134. Gießen: Roth 1883. — Ewald, J. R.: Physiologische Untersuchungen über das Endorgan des Nervus octavus. Wiesbaden: J. F. Bergmann 1892. — Ferrier, D.: Die Funktionen des Gehirnes. Übersetzt von H. Obersteiner. Braunschweig: Vieweg 1879. — Fischer, M. H.: Die Funktion des Vestibularapparates (Bogengangsapparat und Otolithen) bei Fischen, Amphibien, Reptilien und Vögeln. Dieses Handb. **11** I, 797—867 (1926) — Der Flug der Wirbeltiere. Ebenda, Dies. Bd., S. 320. — Flourens, P.: Recherches expérimentales sur les propriétés et les functions du système nerveux dans les animaux vertébrés. 2. Aufl. Paris 1842. — Goltz, Fr.: Beiträge zur Lehre von den Funktionen der Nervenzentren. Berlin 1869. — Hesse, R.: Der Tierkörper als selbständiger Organismus. Leipzig-Berlin: Teubner 1910. — Hoffmann, R. W.: Die reflektorischen Immobilisationszustände im Tierreich. Dieses Handb. **17**, 690—714. Berlin: Julius Springer 1926. — Kleijn, A. de: Statischer Sinn. Jber. Physiol. **1920**, 300; **1922**, 396. — Koehler, O.: Sinnesphysiologie der Tiere. Jber. Physiol. **1922**, 434; **1924**, 531; **1926**, 823. — Kreidl, A.: Die Funktion des Vestibularapparates. Erg. Physiol. **5**, 572—598 (1906). — Kühn, A. Die Orientierung der Tiere im Raume. Jena: Fischer 1919. — Lanchester, W.: Aerodynamik. Deutsch von C. u. A. Runge. **1** (1909); **2** (1911). Leipzig-Berlin: Teubner. — Loeb, J.: Die Tropismen. Wintersteins Handb. d. vergl. Physiol. **4**, 451—519. Jena: Fischer 1913. — Luciani, L.: Das Kleinhirn. Erg. Physiol. **3** II, 318 (1904). — Magnus, R. u. Kleijn, A. de: Experimentelle Physiologie des Vestibularapparates bei Säugetieren mit Ausschluß des Menschen. Handb. d. Neurol. d. Ohres von Alexander-Marburg **1** I, 465—522. Berlin-Wien: Urban & Schwarzenberg 1923 — Funktion des Bogengangs- und Otolithenapparates bei Säugern. Dieses Handb. **11** I, 868—908 (1926). — Magnus, R.: Körperstellung. Berlin: Julius Springer 1924. — Mangold, E.: Gehörsinn und statischer Sinn. Wintersteins Handb. d. vergl. Physiol. **4**, 841—973. Jena: Fischer 1913. — Marey, E. J.: La machine animale. Paris 1873 und Le vol des oiseaux. Paris 1890. — Maxwell, S. S.: Labyrinth and equilibrium. Philadelphia u. London: Lippincot 1923. — Nagel, W. A.: Die Lage-, Bewegungs- und Widerstandsempfindungen. Nagels Handb. d. Physiol. **3**, 734—806. Braunschweig: Vieweg 1905. — Lorente de Nò, R.: Untersuchungen über die Anatomie und die Physiologie des

Nervus octavus und des Ohrlabyrinths. I u. II: Trav. Labor. de recherch. biol. univers. Madrid **23**, 259 (1925); **24**, 53 (1926). III: Mschr. Ohrenheilk. **61**, 856, 1066, 1152, 1300 (1927). IV: Trav. Labor. de recherch. biol. univers. Madrid **25**, 157 (1927/1928). — Plate, L.: Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre. I. u. II. Teil. Jena: Fischer 1922 u. 1924. — Sherrington, C. S.: The integrative action of the nervous system. London 1906 — In Schaefers Textbook of Physiol. **2**, 905–909 (1900). — Stein, St. v.: Die Lehren von den Funktionen der einzelnen Teile des Ohrlabyrinthes. Deutsch von C. v. Krzywicki. Jena: Fischer 1894. — Steiner, J.: Physiologie des Froschhirns. Braunschweig: Vieweg 1885 — Die Funktionen des Zentralnervensystems. II. u. IV. Braunschweig: Vieweg 1888 u. 1900. — Trendelenburg, W.: Vergleichende Physiologie des Rückenmarks. Erg. Physiol. **10**, 454–530 (1910). — Tschermak, A.: Physiologie des Gehirns. Nagels Handb. d. Physiol. **4** I, 1—206. Braunschweig: Vieweg 1905. — Tullio, P.: L'orecchio. Bologna: L. Capelli 1928. — Vulpian, A.: Leçons sur la Physiologie du système nerveux. Paris 1866.

I. Allgemeine Vorbemerkungen.

Jedwede biologische Forschung muß sich den Grundsatz zu eigen machen, daß alle Lebewesen ebenso wie die nichtlebende Materie den physikalischen Gesetzen unterliegen. Die tunlichst genaue Kenntnis der physikalisch erfaßbaren Vorgänge muß also unsere Voraussetzung sein; es wäre verkehrt, dieselben in den Hintergrund zu stellen oder fürs erste überhaupt zu vernachlässigen. Das zeigt sich ganz besonders bei dem hier zu behandelnden interessanten Wissenszweig, gilt aber offensichtlich ganz allgemein.

Alle Lebewesen unterliegen der Einwirkung der Schwerkraft. Nun lehrt die tägliche Erfahrung, daß sich viele Tiere auch in der Ruhe in einem sehr labilen physikalischen Gleichgewicht befinden. Trotz des Vorhandenseins ständiger Drehmomente behalten diese Tiere aber für gewöhnlich ihre Orientierung zur Schwerkraft oder zur Wagrechten, sie erhalten — wie man allgemein zu sagen pflegt — ihr „physiologisches Gleichgewicht". Das ist nur so zu verstehen, daß jene Drehmomente ständig kompensiert werden. Dazu sind verschiedene Balanceeinrichtungen notwendig, die sich je nach Tierart und Lebensbedingungen in charakteristischer Weise auswirken.

Die Probleme der *physiologischen Gleichgewichtsregulierung* sollen uns hier übersichtlich beschäftigen. Sie sind zum Großteile keineswegs gelöst; es wird darum nicht selten unvermeidbar sein, der Phantasie einen gewissen Spielraum einzuräumen. Doch soll erst im Schlußkapitel versucht werden, die vorliegenden Einzeltatsachen, auf die das Hauptgewicht zu legen ist, zu einem sicherlich mangelhaften Gesamtbilde aufzubauen. Bei der Besprechung des Tatsachenmaterials ist eine Wiederholung schon anderweitig besprochener Erscheinungen in den Hauptzügen unumgänglich, des genauerem wird auf die diesbezüglichen Kapitel in dem vorliegenden Handbuch verwiesen werden.

Die Erhaltung des Gleichgewichts ist gewiß für jedes Lebewesen von grundlegender Bedeutung. Doch werden zweifellos je nach den Lebensbedingungen (Luft, Wasser[1], Erde) verschiedene Anforderungen an den Organismus gestellt. Es sind darum auch die Balanceeinrichtungen der verschiedenen Tierarten in eigenartiger Weise mehr oder weniger kompliziert ausgebildet. Darum lassen sich auch Analogieschlüsse von einer Tierklasse auf die andere meist kaum rechtfertigen und sind besser zu vermeiden.

Die wohl bedingungslose Richtigkeit dieser Anschauung ist um so leichter einzusehen, wenn man die besonders verwickelten Verhältnisse bei den verschiedenen Fortbewegungsarten berücksichtigt. Hier spielen ja neben der Gravi-

[1] Vgl. dazu A. Bethe: Notizen über die Erhaltung des Körpergleichgewichtes schwimmender Tiere. Festschr. f. R. Hertwig **3**, 81 (1910).

tation noch andere Kräfte, die Trägheit, Zentrifugalkraft, Winkelbeschleunigung, Progressivbeschleunigung eine sehr bemerkenswerte Rolle. Bei Luft- und Wassertieren kommen dazu noch unter Umständen außerordentlich heftige äußere Einflüsse, wie Luft-, Wasserströmungen, Wirbelbewegungen usw.

Es wird sich zeigen lassen, daß die Gleichgewichtsregulierung fast durchwegs von mehreren Sinnesorganen besorgt wird, also mehrfach gesichert ist. Darum ist es offensichtlich verkehrt, die Labyrinthe als „das" Gleichgewichtsorgan zu bezeichnen, wenn sie auch hier eine sehr bedeutsame Rolle spielen.

Von Wichtigkeit wird es sein, jene Teile des Zentralnervensystems kennenzulernen, in welchen wir die Gleichgewichtsfunktion „lokalisieren" dürfen. Der verstorbene Meister R. Magnus hat sie als „Zentren der Körperstellung" bezeichnet. Es handelt sich um jene Bezirke, die für die Gleichgewichtserhaltung unumgänglich notwendig sind. Kommt hier vornehmlich das Mittelhirn in Betracht, so bestehen aber auch hier gewisse Unterschiede bei den verschiedenen Tierklassen. Mit dem Ausdruck „Zentren der Körperstellung" soll aber keineswegs gesagt sein, daß nicht auch andere Hirnpartien imstande wären, die Körperhaltung zu beeinflussen.

Es gibt auch beim völlig gesunden Tiere Bedingungen, wo die physiologische Balance ganz aussetzt und das Tier sich dann einfach wie ein toter Körper verhält. Das ist bei manchen Fischen im Schlafe der Fall, bei vielen Tieren in der sog. „Hypnose".

II. Körperhaltung und Körperstellung.

1. Unter rein physikalischen Bedingungen.

Rein physikalisch ist das Gleichgewicht stabil, wenn der Schwerpunkt die tiefste Lage einnimmt. Das ist an Tierkadavern leicht zu bestimmen. Der Wert solcher Untersuchungen ist bedingt, denn der Schwerpunkt hat beim lebenden Tiere keine konstante Lage im Körper, sondern wechselt u. a. besonders je nach der Haltung der einzelnen Körperteile zueinander[1]. Unter geeigneten Bedingungen kann speziell der Vierfüßler auch ohne physiologische Balance im labilen Gleichgewichte stehen, wenn der Schwerpunkt über der Unterstützungsfläche liegt; das zeigen Beobachtungen bei Tieren mit Enthirnungsstarre. Bei den Vögeln liegt beim Stehen, Gehen und Sitzen der Schwerpunkt im allgemeinen weit vorne, vor der Hüftgelenksachse; es existiert also ein Drehmoment, welches den toten Vogel, bei welchem alle Haltungsfunktionen fehlen, nach vorne umkippen lassen muß. Bei den Wassertieren hängt der physikalische Gleichgewichtszustand von der Lage des Körperschwerpunktes zum Schwerpunkt der verdrängten Flüssigkeitsmenge ab; *stabiles* Gleichgewicht besteht, wenn der Körperschwerpunkt in bezug auf letzteren eine tiefere Lage eingenommen hat, *labiles*, wenn er eine höhere Lage hat, *indifferentes*, wenn beide zusammenfallen. Viele Fischkadaver schwimmen mit dem Bauch nach oben oder in Seitenlage, also entspricht in diesen Fällen die Rücken- bzw. Seitenlage dem stabilen Gleichgewichte. Bei den Physoklysten hängt die Schwerpunktslage sehr mit dem Füllungszustande und der Lage der Fischblase zusammen. Man kann durch entsprechend starke Füllung (Druckerhöhung) in der Fischblase lebende Fische geradezu zwingen, in Rückenlage zu schwimmen; der normale Stellmechanismus erweist sich unter diesen Bedingungen als ungenügend. Hippocampus schwimmt

[1] Gerade dieser Tatsache kommt bei der Erhaltung des Gleichgewichtes eine große Bedeutung zu; ihr ist anscheinend nicht immer genügende Beachtung geschenkt worden.

tot oder lebendig in aufrechter Stellung. Die Schwimmblase liegt stark kopfwärts, macht also diese Lage zur stabilen.

Bethe[1] hat auf die interessante Tatsache hingewiesen, daß bei jungen, eben ausgeschlüpften Fischen die Gleichgewichtshaltung rein mechanisch erfolgt, wie es später auch Herter für Froschlarven in den ersten Stadien gezeigt hat. Bei diesen jungen Tieren sind die Korrelationen der physiologischen Gleichgewichtsregulierung noch ganz ungenügend entwickelt. Squalius leuciscus und Lucioperca sandra zeigen nach dem Ausschlüpfen aus dem Ei eine starke Kopfkrümmung, in welcher die luftgefüllte Blase liegt, so daß der Schwerpunkt unter diese zu liegen kommt. Diese Krümmung verschwindet erst allmählich (Bethe). Bei Salmoniden und beim Hecht konnte Bethe feststellen, daß die Larven zunächst durch den sehr schweren Dotter im Gleichgewicht gehalten werden. Schneidet man den Dottersack ab, so verlieren sie die Bauchlage und sinken in jeder beliebigen Lage im Wasser; die Schwimmbewegungen sind anfangs noch sehr unbeholfen und bessern sich erst allmählich. Dieses mechanisch stabile Gleichgewicht geht mit der allmählichen Reduktion des Dottersacks verloren, im selben Ausmaße entwickelt sich die physiologische Gleichgewichtsregulierung.

Tote Schildkröten liegen in Normalstellung im Wasser. Kadaver von Schwimmvögeln (Enten, Gänsen usw.) kehren im Wasser gewöhnlich ihren Bauch nach oben. Derartige Beobachtungen gibt es noch manche, aber systematische Untersuchungen sind kaum gemacht worden. Ganz gewiß können solche Beobachtungen auch falsche Bilder vortäuschen, denn es ist zu berücksichtigen, daß postmortale Fäulnisprozesse von erheblich veränderndem Einflusse sein können.

Begreiflicherweise haben zahlreiche genauere Untersuchungen der *Schwerpunktslage bei vielen Flugvögeln* speziell *in Flugstellung* gegolten, ist doch dieses Problem für die Erkenntnis des Vogelfluges von wesentlicher Bedeutung. Man konnte feststellen, daß beim Vogel wegen des starken Übergewichtes der kräftigen Flugmuskeln der Schwerpunkt in der Regel weit vorne liegt (speziell Prechtl[2], Marey[3], Lanchester[4] u. a.). Gerade deshalb ist ja im Fluge die Längsstabilität besonders groß. Vögel können im Fluge, ebenso wie starre Konstruktionen, einfach mechanisch automatisch in stabilen Gleichgewichtszuständen verharren. Bethe[5] hat chloroformierte Vögel, denen mit Hilfe eines Drahtkorsettes die verschiedensten Flugstellungen gegeben werden konnten, mit einer eigenen Fallanordnung in dieser Richtung untersucht. Er fand, daß die Tiere bei den einzelnen Flugstellungen mit vollkommener Gleichgewichtserhaltung zu Boden fielen. Ja bei gewissen Flügelstellungen wurden die Kadaver durch den Luftwiderstand sogar umgedreht, wenn sie mit dem Rücken nach unten fallen gelassen wurden. Es handelt sich also beim Vogelfluge, besonders beim Segelfluge, vornehmlich um ein aerodynamisches Problem; dies erkannte schon Marey. Lanchester brachte eine große Anzahl von Beweisen. Die Erfahrungen mit den modernen Segelflugzeugen sind die schönste Parallele dazu. Klarerweise ist der Vogelflug aber kein physikalisch-aerodynamisches Problem *allein*! Gerade durch seine biologischen Fähigkeiten ist der Vogel jedem starren Systeme in Balancehaltung, Ausnutzung der Windenergie u. dgl. weit überlegen.

[1] Bethe, A.: Biol. Zbl. **14**, 581 (1894); Festschr. f. R. Hertwig, **3**, 81 (1910).
[2] Prechtl, J.: Der Flug der Vögel. Wien: Gerold 1846.
[3] Marey, E. J.: Le vol des oiseaux. Paris 1890.
[4] Lanchester, F. W.: Aerodynamik. Deutsch von C. u. A. Runge. **1** u. **2**. Leipzig-Berlin: Teubner 1909 u. 1911.
[5] Bethe, A.: Biol. Zbl. **14**, 563 (1894).

2. Der Einfluß der einzelnen Receptoren auf die Körperhaltung und Körperstellung.

A. Einfluß des Labyrinthes bzw. des Bogengangsapparates und der Otolithen.

Nur die Grundzüge werden hier gegeben; die Details sind an einer anderen Stelle in diesem Handbuche[1] dargestellt worden. Das speziell Interessierende soll herausgegriffen und auf einige neue Gesichtspunkte wird hingewiesen werden.

Man kann unter den vom Vestibularapparate ausgelösten Reflexen zwei Hauptgruppen unterscheiden, die rein phänomenologisch auseinanderzuhalten zweckmäßig erscheint: *Reflexe* der *Lage* oder *Haltung* (auch die sog. Stellreflexe gehören hierher), welche durch die Einwirkung der Schwerkraft erzeugt werden und sog. *dynamische Reflexe*. Den Reiz für die dynamischen Reflexe bilden Beschleunigungen: Winkelbeschleunigungen, Progressivbeschleunigungen und Zentrifugalbeschleunigungen.

a) Reflexe der Lage oder Haltung (statische Reflexe).

Bei den Lage- oder Haltungsreflexen handelt es sich um sog. *tonische Dauerwirkungen* auf fast alle Muskelgebiete des Körpers. Sie bleiben solange unverändert, als das Tier seine Stellung im Raume nicht ändert. Diese Reflexe zielen darauf hin, trotz veränderter Rumpflage im Raume die Lage des Kopfes, der Augen, der Extremitäten (Flossen) unverändert in der ursprünglichen normalen Stellung im Raume beizubehalten. Man nennt daher diese charakteristischen Kopf-, Augen-, Flossenstellungen *kompensatorische Stellungen*, wenn sie auch im allgemeinen nicht vollkompensatorisch sind. Im Gegenteil werden meist Kopf, Augen und Flossen in gewissem Ausmaße vom Körper mitgenommen. Diese kompensatorischen Kopf- und Flossenstellungen sind vielfach geeignet, sog. *Kettenreflexe* auszulösen, welche dazu dienen, den ganzen Körper wieder in seine Normalstellung überzuführen. Man spricht dann von sog. *Stellreflexen* nach R. Magnus.

α) *Bei normalen Tieren.*

Bei *Fischen* verdanken wir die Kenntnis der kompensatorischen Flossenstellungen hauptsächlich den Untersuchungen Lees[2] an Galeus canis; dieser Fisch hat je ein Paar Brust- und Bauchflossen, 2 Rückenflossen und eine Schwanzflosse. Liegt ein Galeus auf der linken Seite, so stehen die linke Brust- und Bauchflosse nach abwärts, die Rückenflossen sind nach links geneigt und die Schwanzflosse ist leicht nach links ausgebogen. Umgekehrt, wenn der Fisch auf der rechten Seite liegt (Abb. 11). Ist ein Galeus um seine wagrechte Querachse mit dem Kopfe nach unten geneigt, so sind alle paarigen Flossen dorsalwärts gewendet, umgekehrt bei Stellung Kopf oben, wo sie bauchwärts stehen (Abb. 12).

An *Fröschen* sind kompensatorische Kopfstellungen seit dem Gleichgewichtsversuche von Goltz[3] bekannt. Wird ein Frosch auf einem wagrechten Brettchen sitzend mit seinem Kopfende nach aufwärts geneigt, so wird der Kopf nach unten gebeugt, wobei die vorderen Extremitäten gleichzeitig eine stärkere Beugestellung einnehmen. Bei Neigung des Tieres mit dem Kopfe nach unten wird der Kopf leicht erhoben (auch von Nagel[4] und Breuer[5] beschrieben), die Vorderbeine werden gestreckt. Seitwärtsneigung führt zu einer Drehung des Kopfes um die Längsachse, derart, daß die höherstehende Seite gesenkt, die andere gehoben wird; dabei werden die höherstehenden Beine leicht adduziert und flektiert gehalten,

---

[1] Fischer, M. H.: Dieses Handb. **11** I, 797—867 (1926).

[2] Lee, F. S.: Zbl. Physiol. **6**, 508 (1892) u. J. of Physiol. **15**, 311 u. **17**, 192 (1894). — S. auch Maxwell, S. S.: Labyrinth and equilibrium 1923.

[3] Goltz, Fr.: Beiträge zur Lehre von den Funktionen der Nervenzentren. Berlin 1869 — Pflügers Arch. **3**, 172 (1870).

[4] Nagel, W. A.: Z. Sinnesphysiol. **12**, 330 (1896).

[5] Breuer, J.: Pflügers Arch. **48**, 195 (1891).

die Beine der anderen Seite leicht adduziert und extendiert[1]. Die kompensatorischen Kopfstellungen sieht man auch bei entsprechender Haltung des Frosches in der Luft. Die Extremitätenhaltungen sind wahrscheinlich – wenigstens vornehmlich — sekundäre Effekte,

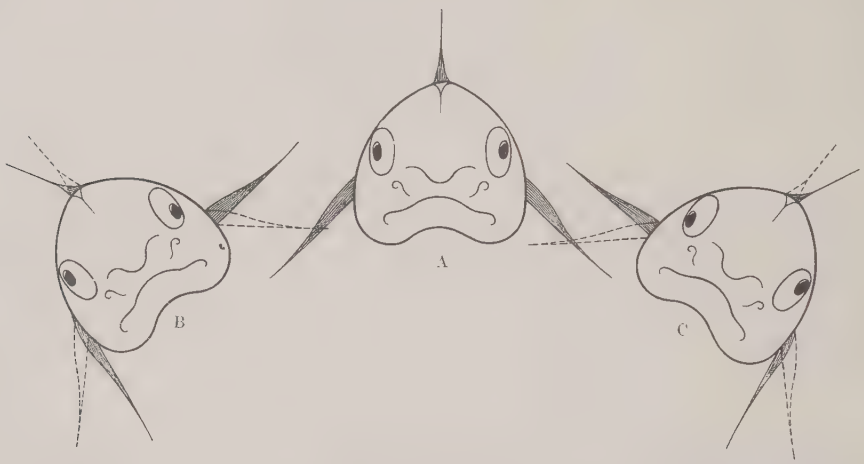


Abb. 11. Kompensatorische Flossen- (und Augen-) Stellungen an Galeus canis bei Neigung des Fisches um seine wagrechte Längsachse. A. Normalstellung. B. Neigung nach rechts. Die linken Brust- und Bauchflossen werden gehoben, die rechten gesenkt, die Rückenflossen biegen nach rechts aus. C. Neigung nach links. Die rechten Brust- und Bauchflossen werden gehoben, die linken gesenkt, die Rückenflossen biegen nach links aus. Skizziert nach Versuchen von Lee.

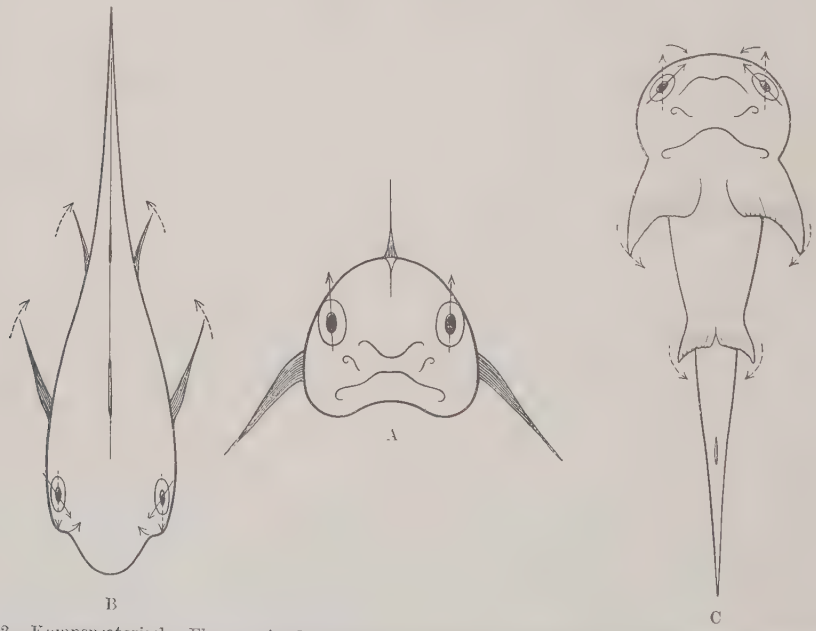


Abb. 12. Kompensatorische Flossen- (und Augen-) Stellungen an Galeus canis bei Neigung des Fisches um seine wagrechte Querachse. A. Normalstellung. B. Neigung nach vorne unten. Alle paarigen Flossen werden gehoben. C. Neigung nach hinten unten. Alle paarigen Flossen werden gesenkt.

sog. „Halsreflexe". Solche werden durch Beanspruchung der Receptoren der Halsmuskeln bei relativer Lageänderung vom Halse zum Rumpfe erzeugt.

[1] Diese Reflexe wurden neuerlich von Tait, J. u. W. J. Mc Nally: Amer. J. Physiol. 75, 140 (1925) bestätigt.

Ähnliche kompensatorische Stellungen von Kopf, Rumpf und Beinen wurden von GREENE und LAURENS[1] beim *Amblystoma*, von TRENDELENBURG und KÜHN[2] bei Lacerta agilis und Emys, von NAGEL[3] bei Lacerta viridis beschrieben. Bei den Schildkröten wird z. B. in der lotrechten Stellung Kopf oben der vorgestreckte Kopf um einen Winkel bis zu 45° vorgebeugt, in der Stellung Kopf unten bis zu 45° gehoben gehalten. Bei Seitwärtsneigungen wird der Kopf um seine Längsachse bis zu 90° so gedreht, daß er fast seine normale Stellung im Raume beibehält[4] (Abb. 13).

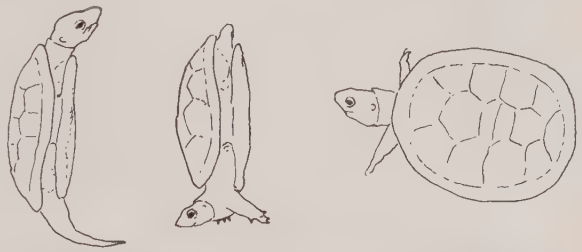


Abb. 13. Kompensatorische Kopfstellungen an Emys lutaria in verschiedenen Raumlagen. (Nach TRENDELENBURG und KÜHN.)

Auf kompensatorische Kopfstellungen bei den *Vögeln* wurde zuerst von CZERMAK[5] aufmerksam gemacht; derselbe rief bei Hühnern jene bekannten hypnoseartigen Zustände (das „Experimentum mirabile" KIRCHERS) hervor und sah, daß „der Kopf wie von einer unsichtbaren Hand festgehalten, in seiner ursprünglichen Stellung im Raume verblieb", wenn die Tiere vorsichtig auf den Rücken gewälzt wurden. Erst BREUER[6] erkannte an Tauben, daß diese kompensatorischen Kopfstellungen bei verdeckten Augen labyrinthärer Herkunft sind, was von GAD[7] bestätigt wurde. Weitere Untersuchungen an Tauben stammen von TRENDELENBURG[8] und TRENDELENBURG und KÜHN[9]. Diese Autoren konnten u. a. zeigen, daß beim Überschreiten eines bestimmten Neigungswinkels die kompensatorischen Kopfstellungen nicht mehr vollkompensatorisch sind, sondern daß der Kopf dann einfach vom Körper mitgenommen wird. Auch am Sperling und Waldkauz wurden kompensatorische Kopfstellungen von NAGEL[10], an Möven von GROEBBELS[11] und an Enten von HUXLEY[12] beschrieben (Abb. 14). Die

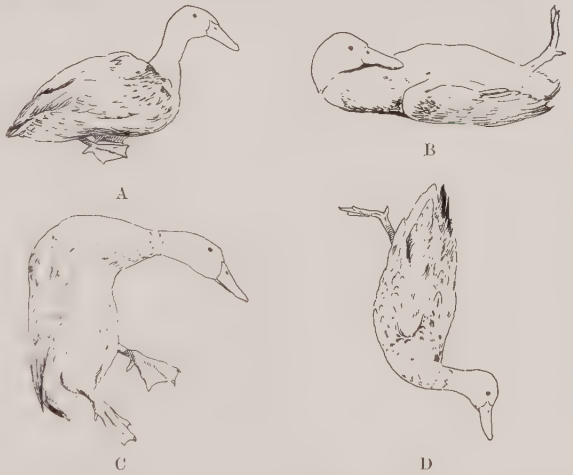


Abb. 14. Kompensatorische Kopfstellungen der Ente. A. Normallage. B. Rückenlage. C. Körper lotrecht, Kopf oben. D. Körper lotrecht, Kopf unten. (Nach F. M. HUXLEY.)

[1] GREENE, F. W. u. H. LAURENS: Amer. J. Physiol. **64**, 120 (1923).

[2] TRENDELENBURG, W. u. A. KÜHN: Arch. Physiol. **1908**, 160.

[3] NAGEL, W. A.: Z. Sinnesphysiol. **12**, 330 (1896) u. Nagels Handb. d. Physiol. **3**, 734 bis 806.

[4] S. auch PARKERS [J. comp. Psychol. **2**, 425 (1922)] Beobachtungen an Caretta caretta.

[5] CZERMAK, J. N.: Gesammelte Schriften **1** II, 776. Leipzig: Engelmann 1879.

[6] BREUER, J.: Med. Jb. österr. Staat. **1874**, 72 u. **1875**, 87, sowie Pflügers Arch. **48**, 195 u. **68**, 596 (1897).

[7] GAD, J.: Mschr. „Deutsche Arbeit" **1**, H. 12 (1901/02).

[8] TRENDELENBURG, W.: Arch. Physiol. **1906**, 1 u. Suppl.-Bd. **1906**, 231.

[9] TRENDELENBURG, W. u. A. KÜHN: Arch. Physiol. **1908**, 160.

[10] NAGEL, W. A.: Z. Psychol. u. Physiol. Sinnesorg. **12**, 331 (1896).

[11] GROEBBELS, FR.: Z. Biol. **76**, 83 (1922).

[12] HUXLEY, F. M.: Quart. J. exper. Physiol. **6**, 147 (1913).

kompensatorischen Kopfstellungen oder Stellreflexe des Kopfes speziell bei den Vögeln haben in den letzten Jahren sehr viel Aufmerksamkeit gefunden (Groebbels[1] an Tauben, ebenso Thornval[2], Benjamins und Huizinga[3], Nicolelli-Fulgenzi[4] an verschiedenen Vögeln, Koppányi und Kleitman[5] an Hühnern und Enten). Es sind alte Tatsachen im Prinzip bestätigt und ergänzt worden.

Groebbels beschreibt auch Lagereflexe auf die Flügel und den Schwanz bei Tauben und Möven. Wenn man eine Taube um ca. 45° nach rechts um die Längsachse geneigt hält, so ist der linke Flügel vom Körper leicht abgehoben, ähnlich auch der rechte, der dabei aber leicht gesenkt ist; der Schwanz ist nach rechts gedreht. Bei der Möve wird unter diesen Bedingungen der rechte Flügel teilweise gestreckt und ausgebreitet gehalten. Ist der Vogel um die Querachse ca. 45° nach vorne geneigt, so ist der Schwanz rückenwärts, bei Rückwärtsneigung bauchwärts gedreht. Nach Koppányi und Kleitman hält die Hausente in Rückenlage mit vorgestrecktem Kopfe den Schwanz dorsalflektiert und gespreizt.

β) Nach einseitiger Labyrinth-, Bogengangs-, Otolithenentfernung.

Hier kommt zunächst nur die Beeinflussung der kompensatorischen Stellungen durch einseitige Labyrinthexstirpation in Betracht. Im allgemeinen bleiben nach solchen Eingriffen die kompensatorischen Stellungen, wenn auch modifiziert und geschwächt, erhalten.

Amblystoma wurden von Greene und Laurens[6], Frösche von Mac Nally und Tait[7] genauer geprüft. Neigt man ein einseitig operiertes Amblystoma um seine Querachse mit dem Kopfe nach oben, so werden ähnlich wie beim Normaltier der Kopf gesenkt und die Arme gebeugt, wobei aber die durch die einseitige Labyrinthentfernung hervorgerufene Schiefhaltung zur operierten Seite dauernd beibehalten wird. Bei Neigung mit dem Schwanze nach aufwärts hebt das Tier den Kopf und streckt die Arme, den Arm der operierten Seite aber immer weniger, so daß auch hier die charakteristische Schiefhaltung bestehen bleibt. Neigungen um die Längsachse bis zu 45° zur gesunden Seite ändern an der durch die Operation hervorgerufenen Schiefhaltung nichts; wird die Neigung größer, dann wird der Kopf noch mehr zur operierten Seite geneigt, der Arm dieser Seite noch mehr gebeugt, während der andere rhythmische Scharrbewegungen macht. Bei Neigungen um die Längsachse von einem bestimmten Betrage zur operierten Seite fällt das Tier einfach dorthin um.

An Tauben sind von Groebbels und Thornval in sehr großer Anzahl einseitige Eingriffe am Labyrinth in verschiedenster Weise (Entfernung einzelner oder mehrerer Kanäle mit oder ohne Ampullen in verschiedener Kombination, Plombierungen einzelner oder mehrerer Bogengänge) gemacht worden. Es wurden von Groebbels auch galvanische Reizungen herangezogen, um das Problem anzugehen, von welchen Endstellen die Stellreflexe ausgehen. Auf die Details kann hier nicht eingegangen werden. Jedoch scheint, daß den versuchten Folgerungen aus den bunten Experimenten kaum Allgemeingültigkeit zugesprochen werden kann. Auch noch so vorsichtige Einzeleingriffe müssen wohl zu allmählich tiefergreifenden Schädigungen führen; ausreichende histologische Operationskontrollen wären also hier unerläßlich gewesen, um wenigstens ein Urteil darüber zu gewinnen, welche Endstellen noch als funktionsfähig angesprochen werden dürfen.

---

[1] Groebbels, F.: Pflügers Arch. **214**, 721 (1926); **216**, 507; **217**, 631; **218**, 89, 198, 408 (1927); **221**, 15, 41, 50 (1928).

[2] Thornval, A.: Études expérimentales sur la fonction des organes des canaux semicirculaires et celle des otolithes. I, II, III. Copenhagen: Levin & Munksgaard 1926/27.

[3] Benjamins, C. E. u. E. Huizinga: Pflügers Arch. **217**, 105 (1927); **220**, 565; **221**, 104 (1928).

[4] Nicolelli-Fulgenzi, U.: Ann. fac. Med. Perugia **29**, 231 (1926).

[5] Koppányi, Th. u. N. Kleitman: Proc. Soc. exper. Biol. a. Med. **23**, 453, 767 (1926) Amer. J. Physiol. **78**, 110 (1926) Proc. Soc. exper. Biol. a. Med. **24**, 582 (1927) — Amer. J. Physiol. **82**, 672 (1927).

[6] Greene, F. W. u. H. Laurens: Amer. J. Physiol. **64**, 120 (1928).

[7] Mac Nally, W. J. u. J. Tait: Amer. J. Physiol. **75**, 155 (1925).

Daß geäußerte Anschauung das Richtige treffen dürfte, zeigen die vorzüglichen Untersuchungen von BENJAMINS und HUIZINGA. Bei der Taube zerfällt das Labyrinth in zwei nur durch den engen Canalis utriculosaccularis verbundene, sonst völlig getrennte Teile, die sich mit genügender Sicherheit gesondert exstirpieren lassen. Auch bei den größten Vorsichtsmaßregeln stellte sich nun heraus, daß sich nach gelungener isolierter Exstirpation der Pars inferior (Sacculus + Lagena) in manchen Fällen allmählich Degenerationszeichen in der Pars superior (Bogengänge + Utriculus) mit typischen Erscheinungen einstellten. Nach genannten Autoren entspricht die Exstirpation der Pars superior einer Totalexstirpation eines Labyrinthes (mit Ausnahme der Gegenrollung der Augen). Eine derartig links operierte Taube läßt oft in linker Seitenlage den Kopfstellreflex vermissen, der Kopf hängt in der Richtung der Körperlängsachse.

Tauben nach einseitiger Labyrinthexstirpation zeigen nach EWALD anfallsweise Kopfneigungen und Kopfverdrehungen zur operierten Seite, was allgemein bestätigt wurde. Auch dieses Symptom zeigt Störungen der Stellreflexe an.

γ) Nach doppelseitiger Labyrinth-, Bogengangs- bzw. Otolithenentfernung.

Bei doppelseitig labyrinthlosen Fischen sind die kompensatorischen Augen- und Flossenstellungen bis auf ganz geringe Reste verschwunden (LEE[1]). Frösche sind nach doppelseitiger Octavusdurchschneidung nicht mehr imstande, am schiefen Brette ihr Gleichgewicht zu erhalten, sie fallen schon bei geringem Neigungswinkel herunter (GOLTZ[2], BREUER[3]). Ebenso fehlen nach beiderseitiger Totalexstirpation die kompensatorischen Kopf- und Extremitätenstellungen (bei Fröschen nach MAC NALLY und J. TAIT, bei Amblystoma nach GREENE und LAURENS), bei der Schildkröte die kompensatorischen Kopfstellungen (TRENDELENBURG und KÜHN[4]). Bei Lacerta sind sie erst völlig verschwunden, wenn die Augen geschlossen sind. Bei labyrinthlosen Tauben wird nur dann der Kopf bei Körperneigung einfach mitgenommen, wenn die Augenlider vernäht sind oder den Tieren eine Kappe über den Kopf geschoben ist, also optische Einflüsse völlig ausgeschaltet sind (BREUER, TRENDELENBURG und KÜHN, genauer GAD[5]). Dasselbe beschreibt auch EWALD bei seinen labyrinthlosen Tauben; seine Tiere ließen auch im Schlafe, also wenn sie die Augen geschlossen hatten, den Kopf oft tief zwischen die Beine heruntersinken. Diese Befunde bestätigen auch ganz allgemein alle jüngsten Untersuchungen von GROEBBELS, THORNVAL, BENJAMINS und HUIZINGA, KOPPÁNYI und KLEITMAN.

Daß die behandelten *Lagereflexe bzw. Stellreflexe von den Labyrinthen* herstammen, wenn man optische Einflüsse ausschaltet, kann nicht zweifelhaft sein. Fragt man sich aber genauer nach den auslösenden Endstellen im Labyrinthe, so beginnt das Problem recht mißlich zu werden. Zweifellos bemühten sich viele Autoren, u. a. auch der Verfasser[6] in seinem vorausgegangenen Artikel, offensichtlich im Banne der überaus bestechenden Experimente und Anschauungen von R. MAGNUS und A. DE KLEIJN, die Lagereflexe mit den Otolithen in Zusammenhang zu bringen. Es lassen sich auch viele Experimente von LYON, LOEB, BENJAMINS, MAXWELL an Fischen, MAC NALLY und TAIT an Fröschen und andere für eine solche Deutung verwenden. Doch sind gerade neuerlich von

[1] LEE, F. S.: J. of Physiol. **15**, 311; **17**, 192 (1894).
[2] GOLTZ, FR.: Pflügers Arch. **3**, 172 (1870).
[3] BREUER, J.: Med. Jb. österr. Staat. **1875**, 87.
[4] TRENDELENBURG, W. u. A. KÜHN: Arch. f. Physiol. **1908**, 160.
[5] GAD, J.: Mschr. Deutsche Arbeit **1**, H. 12 (1901/02).
[6] Vgl. FISCHER, M. H.: Dieses Handb. **11** I, 797 (1926).

Maxwell[1], Thornval, Groebbels, Chilow[2], Benjamins und Huizinga nebst anderen Experimente und Argumente bekannt geworden, die eine solche Deutung nicht einfach zulassen. Es sei hier auch an die interessante Meinung von Lorente de Nò[3] aufmerksam gemacht, der auch die Bogengänge bzw. Ampullen für Lagereceptoren hält und sich damit Maxwell nähert. Daß diese Frage durch noch so sorgfältige Teiloperationen wegen der unumgänglichen Mitverletzung und nachfolgenden Degeneration anliegender Labyrinthteile kaum entscheidbar ist, wurde schon oben erwähnt. Einzelerfolge sollen dabei nicht geleugnet werden, wie z. B. die gelungenen Teilexstirpationen der Pars superior und inferior von Benjamins und Huizinga. Es erscheint aber wohl zweckmäßiger, einer schematischen, nicht genügend begründeten Auffassung aus dem Wege zu gehen und vor allem nicht von einer Tierklasse auf eine andere Analogieschlüsse zu ziehen.

b) Dynamische Reflexe.

Dynamische Reflexe kommen bei Beschleunigungen und Verzögerungen von Bewegungen zustande. Sie setzen also gewöhnlich am Anfang und Ende einer Bewegung ein; in letzterem Falle spricht man von Nachreaktionen. Dreht man Tiere so, daß sie dabei ihre Lage zur Schwerkraftrichtung ändern, dann kann man Komplikationen der Drehreflexe durch Lagereflexe erhalten. Zum experimentellen Studium verwendet man passive Bewegungen.

α) *Bei normalen Tieren.*

Bei Fischen beschränken sich die Drehreflexe vornehmlich auf die Augen und Flossen. Dreht man z. B. einen Galeus canis um eine lotrechte dorsoventrale Achse nach links, so weichen die Rückenflossen nach rechts, die Schwanzflosse nach links aus (Lee[4]). Genaue Beschreibungen stammen von Steinmann[5] an Groppen und Barben. Wird eine Barbe (Groppe) nach rechts (im Sinne des Uhrzeigers) gedreht, so wird der Schwanz kräftig nach links ausgebogen, die Rückenflossen werden nach links, die Afterflosse nach rechts gewendet. Umgekehrt bei Linksdrehung (Abb. 15).

Abb. 15. Drehreflexe bei der Groppe, A. Ruhestellung. B. Bei Drehung im Sinne des Uhrzeigers. Schwanzteil und Rückenflossen biegen nach links aus, die Bauchflosse schlägt nach rechts. (Nach P. Steinmann).

Bei Drehungen um nicht lotrechte Achsen erfolgen die Drehreflexe in derselben Richtung wie die kompensatorischen Stellungen an den Flossen, die oben geschildert wurden. Es wurde auch beobachtet, daß kleine Fische (Petromyzon, Scyllium canicula, Groppen, Barben), in einer flachen Schale gedreht, gewöhnlich gegen die Drehrichtung schwimmen; nach dem Anhalten schwimmen sie dann umgekehrt (Kreidl[6], Steinmann). Bei relativ großer Umdrehungsgeschwindigkeit stellen sich Haie und kleine Knochenfische schief mit dem Rücken zur Drehungsachse und mit dem Bauche nach außen geneigt. Über den Einfluß von Progressivbewegungen fehlen Untersuchungen.

Bei Amphibien, Reptilien und Vögeln wird, abgesehen von den Augenreflexen, durch Rotationen auf einer Drehscheibe mit großer Regelmäßigkeit eine reflektorische Kopfdrehung, immer entgegengesetzt der Drehrichtung, erzeugt, der sog. „Kopfdrehreflex" (Goltz, Breuer[7], Cyon, Lyon[8],

[1] Maxwell, S. S.: Labyrinth and equilibrium 1923.
[2] Chilow, K. L.: Z. Ohrenheilk. **16**, 452 (1926).
[3] Lorente de Nò, R.: Die Labyrinthreflexe auf die Augenmuskeln nach einseitiger Labyrinthexstirpation. Berlin-Wien: Urban & Schwarzenberg 1928.
[4] Lee, F. S.: J. of Physiol. **15**, 311 (1894).
[5] Steinmann, P.: Verh. naturf. Ges. Basel **25**, 212 (1914).
[6] Kreidl, A.: Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. Abt. III, **101**, 469 (1892).
[7] Breuer, J.: Med. Jb. österr. Staat. **1874**, 72; **1875**, 87.
[8] Lyon, E. P.: Amer. J. Physiol. **3**, 86 (1899).

Trendelenburg und Kühn[1], Loeb[2], Mulder[3], van Rossem[4], Maxwell[5], Ewald, Mach[6], Steinmann[7], Borries[8], Groebbels[9], Greene und Laurens[10], Mac Nally und Tait[11] u. a.). Um Komplikationen zu vermeiden, sei hier ausnahmslos von Tieren mit geschlossenen bzw. verdeckten Augen die Rede. Bei Vögeln tritt dann regelmäßig (speziell Ewald, Borries, Thornval, Groebbels, Kleitman und Koppányi), bei Amphibien und Reptilien (Amblystoma, Phrynosoma, Lacerta, Emys) erst bei einer bestimmten Geschwindigkeit ein sog. Kopfnystagmus hinzu, d. h. der Kopf geht in einem bestimmten Ausmaße und Rhythmus rasch immer wieder zur Ausgangslage zurück. Nach dem Anhalten der Drehung entstehen sog. Nachreaktionen; es entwickelt sich ein Kopfdrehreflex im Sinne der vorausgegangenen Drehung, der evtl. auch mit einem Kopfnystagmus verknüpft sein kann.

Groebbels fand weiter an der Taube, die, an den Füßen gehalten, um die Beine als Achse z. B. nach rechts gedreht wird, einmalige Flügelhebung, Rechtsdrehung des Schwanzes und Spreizung desselben auf der rechten Seite. Kleitman und Koppányi fanden, daß Hühner bei Rotationen den Schwanz immer in derselben Richtung einbiegen als der Kopfdrehreflex erfolgt; es kommt auf diese Weise eine Einbiegung des Körpers zustande. Bei Drehungen in anderen Lagen gibt es ähnliche Reflexe von jedesmal typischer Richtung. Bei den Amphibien gibt es noch charakteristische Extremitätenstellungen während bzw. nach Drehungen, die aber abhängig vom Kopfdrehreflex sind bzw. als dessen Folgen anzusehen sind. Greene und Laurens beschreiben an Amblystoma punctatum z. B. bei Rechtsdrehung einen Kopfdrehreflex nach links, dabei sind die linken Extremitäten angezogen und flektiert, die rechten abduziert und extendiert. Nach eigenen Beobachtungen zeigen dies auch Frösche ebenfalls vorzüglich an den vorderen Extremitäten. Steinmann beschreibt es auch an Tritonen, welche noch außerdem Körper und Schwanz entgegen der Drehrichtung konkav einkrümmen (Abb. 16). Dusser de Barenne[12] beschreibt aber einen genuinen Drehreflex an den Extremitäten beim Frosche; wird ein Frosch an einem durch den Oberkiefer gezogenen Faden aufgehängt und dann langsam um die Längsachse z. B. nach rechts gedreht, so wird das linke Hinterbein im Knie gestreckt, etwas abduziert und bauchwärts emporgehoben, die Zehen werden gespreizt, das rechte Hinterbein wird im Hüft- und Kniegelenke etwas gebeugt und rückenwärts gerichtet.

Abb. 16. Drehreflexe beim Triton. A. Ruhestellung. B. Bei Drehung im Sinne des Uhrzeigers; Kopfdrehreflex nach links, Stamm, speziell Schwanzteil nach links konkav eingebogen; die linken Extremitäten sind adduziert und flektiert, die rechten abduziert und extendiert (Halsmuskelreflex). (Nach P. Steinmann.)

Goltz, van Rossem, Greene und Laurens, Mac Nally und Tait sahen Frösche, Schildkröten und Amblystoma bei relativ großer Drehgeschwindigkeit entgegen der Drehrichtung laufen. Mach, Cyon und Dubois[13] beobachteten dies auch an Tauben, die unter einem Käfig oder einer Glasglocke gedreht wurden.

Auch bei *geradlinigen Bewegungen* gibt es typische Reflexe. Wird ein Frosch in einem Becherglase nach aufwärts bewegt, so beugt das Tier beim Beginne der Bewegung seinen Kopf nach unten und flektiert die vorderen Extremitäten stärker; beim Anhalten ist eine deutliche Nachreaktion sichtbar, der Kopf wird erhoben, die Vorderbeine werden gestreckt.

---

[1] Trendelenburg, W. u. A. Kühn: Arch. f. Physiol. **1908**, 160.
[2] Loeb, J.: Pflügers Arch. **116**, 368 (1907).
[3] Mulder, W.: Proefschrift. Utrecht 1908.
[4] Rossem, A. van: Onderzoek Physiol. Labor. Utrecht, V. Reihe, **9**, 151 (1908).
[5] Maxwell, S. S.: Amer. J. Physiol. **29**, 367 (1911/12).
[6] Mach, E.: Grundlinien der Lehre von den Bewegungsempfindungen. Leipzig 1875.
[7] Steinmann, P.: Verh. naturf. Ges. Basel **25**, 212 (1914).
[8] Borries, G. V. Th.: Studier over vestibulaer Nystagmus. Kopenhagen 1920 — Acta oto-laryng. (Stockh.) **2**, 398 (1921).
[9] Groebbels, Fr.: Z. Biol. **76**, 83 (1922).
[10] Greene, F. W. u. H. Laurens: Amer. J. Physiol. **64**, 120 (1923).
[11] Mac Nally, W. J. u. J. Tait: Amer. J. Physiol. **75**, 140, 155 (1925).
[12] Dusser de Barenne, J. G.: Psychiatr. Bl. (holl.) **1918** (Feestbundl Winkler).
[13] Dubois, R.: C. r. Soc. Biol. Paris **54**, 936 (1902).

Umgekehrt ist es bei Abwärtsbewegungen (M. H. Fischer[1]). Mac Nally und Tait haben auch bei Vor-, Rückwärtsbewegungen und Seitenbewegungen Reflexe beschrieben. Nach Ach[2] gibt es unter diesen Bedingungen auch bestimmte Lidreflexe.

Wenn man eine an den Füßen gehaltene Taube hebt oder senkt, so spreizt sie die Flügel (Ewald, Trendelenburg und Groebbels), bei der Möwe kommen die Flügel in Schwebestellung (Groebbels). Hält man das Tier am Rücken oder an den nach oben ausgestreckten Flügeln und bewegt es rasch nach unten, so erfolgt Schwanzhebung, und die Beine werden nach vorne ausgestreckt, die Zehen dabei gespreizt. Groebbels nennt diese Reflexe „Landungsreaktion", weil sie beim Landen der Vögel zu sehen sind; die Vögel fangen den Fall durch die gestreckten Beine auf (schon von Ewald beobachtet, vgl. auch Benjamins und Huizinga, Koppányi und Kleitman).

β) Nach einseitiger Labyrinth-, Bogengangs- bzw. Otolithenentfernung.

Nach einseitiger totaler Labyrinthexstirpation können bei unseren Tierarten Drehreflexe nach beiden Seiten vorhanden sein; dabei gibt es quantitative Unterschiede und gewisse Differenzen in den Reflexen bzw. Nachreaktionen, je nachdem mit der gesunden Seite oder der operierten Seite voran gedreht wird. Es gibt aber auch Tiere, z. B. Mustelus californis (Maxwell), Frösche (Mac Nally und Tait), gewisse Schildkröten und Eidechsen (Lacerta agilis von Trendelenburg und Kühn genau untersucht), bei welchen es — wir sprechen immer nur von Tieren mit verschlossenen Augen! keine Drehreflexe, sondern nur Nachreaktionen gibt, wenn sie zur exstirpierten Seite gedreht werden, und umgekehrt, wenn die Rotation zur gesunden Seite gerichtet ist. Steinmann fand, daß eine Groppe mit rechtsseitig durch Cocain ausgeschaltetem Labyrinthe bei Rechtsdrehung wie sonst nach links eingekrümmt im Kreise herumschwamm, bei Linksdrehung sich aber lediglich geraderichtete.

Die Reflexe bei geradlinigen Bewegungen sind nach einseitiger Labyrinthexstirpation meist geschwächt oder gering modifiziert erhalten.

Groebbels und Thornval haben mannigfaltige dynamische Prüfungen nach verschiedenen einseitigen Eingriffen am Taubenlabyrinth vorgenommen. Benjamins und Huizinga finden betreffs der Drehreflexe die einseitige Exstirpation der Pars superior einer Totalexstirpation gleichkommend.

γ) Nach doppelseitiger Labyrinth-, Bogengangs- bzw. Otolithenentfernung.

Nach doppelseitiger Labyrinthexstirpation sind bei verschlossenen Augen (!) alle obenerwähnten dynamischen Reflexe erloschen (speziell Ewald, Schrader[3], Groebbels, Thornval, Kleitman und Koppányi, Laudenbach[4], Greene und Laurens, Breuer, Cyon, van Rossem, Borries, Dusser de Barenne u. a.). Herter[5] konnte das auch an labyrinthlosen Anurenlarven und jungen Anuren feststellen. Recht interessant ist, daß Anurenlarven in den frühesten Entwicklungsstadien dasselbe Verhalten zeigen, wo also die Labyrinthanlage als noch nicht funktionsfähig bezeichnet werden muß.

Nach Untersuchungen Lyons[6] und Maxwells[7] an der Flunder und an Mustelus canis fehlen nach Entfernung aller sechs Kanäle die Augendrehreflexe völlig, wenn um eine lotrechte Dorsoventralachse gedreht wird. Nicht so klar liegen die Verhältnisse, wenn Drehungen um solche Achsen ausgeführt werden, daß die Fische dabei ihre Stellung zur Schwerkraftrichtung ändern. Nach Mac Nally und Tait[8] fehlen bei Fröschen die dynamischen Reflexe unter allen Umständen nach Exstirpation der Kanäle, ebenso nach Borries[9] an Tauben, wenn die Tiere mit verschlossenen Augen gedreht werden.

[1] Fischer, M. H.: Unveröffentlichte Versuche.
[2] Ach: Pflügers Arch. **130**, 193 (1909).
[3] Schrader, M. E. G.: Pflügers Arch. **41**, 75 (1887).
[4] Laudenbach, J.: Pflügers Arch. **77**, 311 (1899).
[5] Herter, K.: Z. allg. Physiol. **19**, 335 (1921).
[6] Lyon, E. P.: Amer. J. Physiol. **3**, 86 (1900).
[7] Maxwell, S. S.: J. gen. Physiol. **2**, 123 (1920).
[8] Mac Nally, W. J. u. J. Tait: Amer. J. Physiol. **75**, 155 (1925).
[9] Borries, G. V.: Studier over vestibulaer Nystagmus. Kopenhagen 1920 — Acta oto-laryng. **2**, 398 (1921).

Auch doppelseitige Teiloperationen an der Taube stammen in großer Anzahl von THORNVAL und GROEBBELS. Welche Vorsicht bei der Auswertung solcher Ergebnisse nötig ist, zeigt folgende Beobachtung von GROEBBELS[1]: „Alle Tauben, denen man doppelseitig eine Kategorie Bogengänge mit Ampullen entfernt hat, zeigen nach der Operation noch die Landungsreaktion. Wenn man diese Reaktion aber weiter verfolgt, so sieht man deutlich, wie sie immer schwächer wird und oft schon am 5., sicher am 7. Tage erlischt.“ GROEBBELS meint dazu: „Das Schwinden der Landungsreaktion ist sicher der Effekt einer Degeneration bestimmter Bahnen, die mit den Endapparaten in den Ampullen in direkter Beziehung stehen, mit den Cristae acusticae, die wir entfernten.“ Das ist doch wohl nicht möglich, denn dann hätten die noch nicht degenerierten Bahnen auf die Beschleunigung *ohne* Rezeptionsapparat ansprechen müssen! Der Grund für das Erlöschen der Landungsreaktion liegt vielmehr offensichtlich in dem allmählichen Funktionsverlust der Pars superior durch Degenerationsprozesse, ausgehend von der Operationsstelle; histologische Kontrollen hätten das zweifellos ergeben. BENJAMINS und HUIZINGA fanden nach doppelseitiger Entfernung der Labyrinthe die Landungsreaktion nicht völlig verschwunden, wenn auch bedeutend an Stärke vermindert.

Die besprochenen *dynamischen Reflexe* sind *labyrinthärer Herkunft*. Es gibt zahlreiche Argumente dafür, daß die Drehreflexe mit den Bogengängen bzw. den Ampullen in engem Zusammenhange stehen. Da aber speziell bei stärker exzentrischen Rotationen ein bemerkenswerter Einfluß der Zentrifugalkraft sicher ist, der sich, wie speziell LORENTE DE NÒ zeigen konnte, auch in Reflexen auswirkt, ist auch eine Einflußnahme der Otolithen in Rechnung zu ziehen. Es ist damit nicht gesagt, daß nur die Otolithen allein der Beeinflussung durch die Massenbeschleunigung unterliegen müssen. Man stößt hier auf offene Fragen, was auch für die Rezeptionsstellen der Reflexe bei Progressivbeschleunigungen gilt.

c) Reflexe bei nichtadäquater Reizung des Labyrinthes.

Dieses an sich sehr interessante Gebiet der Einwirkung elektrischer, mechanischer Reize oder Wärme und Kälte auf das Labyrinth bzw. einzelne Teile desselben, was zu ganz typischen reflektorischen Körperhaltungen führt, kann hier übergangen werden. Denn es handelt sich ausschließlich um künstliche Beeinflussungen, die in der Natur so gut wie nicht vorkommen.

d) Körperhaltung nach einseitiger Labyrinthexstirpation.

Fische liegen nach einseitiger Labyrinthexstirpation oder Octavusdurchtrennung mehr oder weniger zur operierten Seite geneigt; bei Galeus canis sind dabei nach LEE[2] und MAXWELL die paarigen Flossen auf der operierten Seite rückenwärts, auf der anderen Seite bauchwärts flektiert, die Rückenflossen zur gesunden, die Schwanzflossen zur operierten Seite gewendet. Die Augen- und Flossenstellungen nach einseitiger Labyrinthexstirpation entsprechen den kompensatorischen bei Neigung eines normalen Fisches zur Gegenseite. Reizung des durchschnittenen Octavus hat den gegensätzlichen Effekt der Durchtrennung. Die Stellungen können wochenlang beibehalten werden. LOEB[3] fand an Scyllium und BETHE[4] an Perca fluviatilis, daß sich außerdem noch eine Konkavkrümmung des Fischleibes zur operierten Seite ausbildet, so daß der Kopf fast den Schwanz berührt. Bei Perca nimmt die Seitwärtsneigung allmählich zu, was auf rein physikalische Gründe zurückzuführen ist; denn infolge der

[1] GROEBBELS, FR.: Pflügers Arch. **214**, 735/36 (1926).
[2] LEE, F. S.: J. of Physiol. **15**, 311; **17**, 92 (1894).
[3] LOEB, J.: Pflügers Arch. **49**, 185; **50**, 66 (1891).
[4] BETHE, A.: Biol. Zbl. **14**, 95, 563 (1894) — Pflügers Arch. **76**, 470 (1899).

kreisförmigen Einbiegung des Körpers wird die Schwimmblase mit der Zeit nach der gesunden Seite abgedrängt. Sticht man die Schwimmblase an, so geht die Neigung stark zurück (Bethe). Bei Scardinius erythrophthalmus sollen sich die beschriebenen Symptome zur gesunden Seite entwickeln (Babák[1] fand an Misgurnus [Cobitis fossilis, Schlammpeitzger] nach rechtsseitiger Exstirpation den Fischkörper nach rechts geneigt und konkav eingebogen, die Rückenflosse nach rechts gesenkt, die rechte Bauch- und Brustflosse an den Körper angezogen, die linken ausgespreizt). Einseitig operierte Aale neigen sich nach Ewald[2] zur operierten Seite, welche Haltungsanomalien aber nach 7—12 Tagen meist verschwinden. Sehr merkwürdige Veränderungen in der Haltung der einzelnen Körperteile zueinander stellte A. Fröhlich[3] beim Seepferdchen nach einseitiger Labyrinthexstirpation fest; dabei verlieren die Tiere aber nicht die aufrechte Haltung im Wasser, denn diese ist wegen des Schwimmblasenhochstandes die stabile.

Abb. 17. Körperhaltung eines linksseitig labyrinthlosen Frosches. Der Kopf ist nach links gewendet und gedreht, der Stamm nach links gedreht. Die linken Extremitäten sind adduziert und flektiert, die rechten abduziert und extendiert (Halsmuskelreflex). (Nach J. R. Ewald.)

Bei *Fröschen* tritt nach einseitiger Labyrinthexstirpation oder Octavusdurchschneidung eine eigenartige Schiefhaltung des Körpers auf. Kopf und Wirbelsäule sind nach der operierten Seite gedreht, die Extremitäten der operierten Seite sind flektiert und adduziert, die Extremitäten der Gegenseite extendiert und abduziert (Abb. 17). Dies ergaben übereinstimmende Resultate von Schiff[4], Hasse[5], Ewald[6], Girard[7], Laudenbach[8], van Rossem[9], de Kleijn[10] und von Herter[11] auch an Anurenlarven mit bereits ausgebildeten Hinterbeinen. Herter[12] erbeutete im Freien einen Frosch, der ganz die beschriebenen Symptome zeigte, als ob ihm das rechte Labyrinth fehlte. Der genaue histologische Befund zeigte, daß es zwar vorhanden war, aber funktionsunfähig gewesen sein muß, denn die Sinnesendstellen wiesen, soweit sie überhaupt erhalten waren, weder Sinneszellen noch Otolithen, noch eine Membrana tectoria auf. Auch die Beschaffenheit der Nerven sprach für Funktionsuntüchtigkeit.

Die fehlerhafte Kopf- und Beinhaltung kann sich nach einiger Zeit ziemlich verlieren, kann aber jedesmal wieder leicht hervorgerufen werden, wenn man den Frosch durch Legen auf den Rücken einige Male zwingt, sich wieder aufzurichten. Nach Henri und Stodel[13] bleibt die Schiefhaltung dauernd bestehen, wenn der Labyrinthexstirpation Entfernung des Großhirns vorausgegangen ist. Die fehlerhafte Extremitätenhaltung ist kein direkter Effekt der Labyrinthexstirpation; de Kleijn bewies, daß man durch Geradesetzen des Kopfes oder Durchtrennung der cervicalen Hinterwurzeln 2 und 3 trotz Kopfschiefhaltung eine symmetrische Beinstellung erzielen kann. Es handelt sich also um sog. *Halsreflexe*. Auch im Wasser sinkt bei Fröschen die labyrinthlose Seite tiefer

[1] Babák, E.: Věst. V. Sjez. Čes. Přir. a. Lék. **1914**, 398.
[2] Ewald, V. F.: Pflügers Arch. **116**, 186 (1907).
[3] Fröhlich, A.: Pflügers Arch. **106**, 84 (1905).
[4] Schiff, M.: Beitr. Physiol. **3**, 121 (1896).
[5] Hasse: 1873. Siehe v. Stein: Das Labyrinth 1894.
[6] Ewald, J. R.: Nervus octavus. 1892.
[7] Girard: Arch. de physiol. norm. et pathol. V. Serie, **4**, 353 (1892).
[8] Laudenbach, J.: Pflügers Arch. **77**, 311 (1899).
[9] Rossem, A. van: Onderzoek. physiol. Labor. Utrecht, V. Reihe, **9**, 151 (1908).
[10] Kleijn, A. de: Pflügers Arch. **159**, 218 (1914).
[11] Herter, K.: Z. allg. Physiol. **19**, 335 (1921).
[12] Herter, K.: Z. vergl. Physiol. **2**, 91 (1925).
[13] Henri u. Stodel: C. r. Soc. Biol. Paris **56**, 232 (1904).

ein, wobei der Kopf gedreht und die Extremitäten asymmetrisch gehalten werden. EWALD glaubt, diese Schiefhaltung sei durch eine asymmetrische Lage der Lunge bedingt, denn sie verschwinde nach Lungenexstirpation.

Eine Kopfdrehung um die Längsachse zur operierten Seite zeigt sich auch bei Lacerta agilis, Emys lutaria und orbicularis, Tripodonotus natrix (TRENDELENBURG und KÜHN[1], VAN ROSSEM). Schildkröten wenden außerdem noch oft den Kopf zur labyrinthlosen Seite. An Amblystoma entwickelt sich nach GREENE und LAURENS[2] neben der asymmetrischen Haltung von Kopf und Extremitäten noch ein Pleurothotonus mit der Konkavität an der operierten Seite. Nattern zeigen eine ähnliche Krümmung des Körpers konkav an der Seite des zerstörten Labyrinthes (HENRI[3]), ebenso Anurenlarven (HERTER).

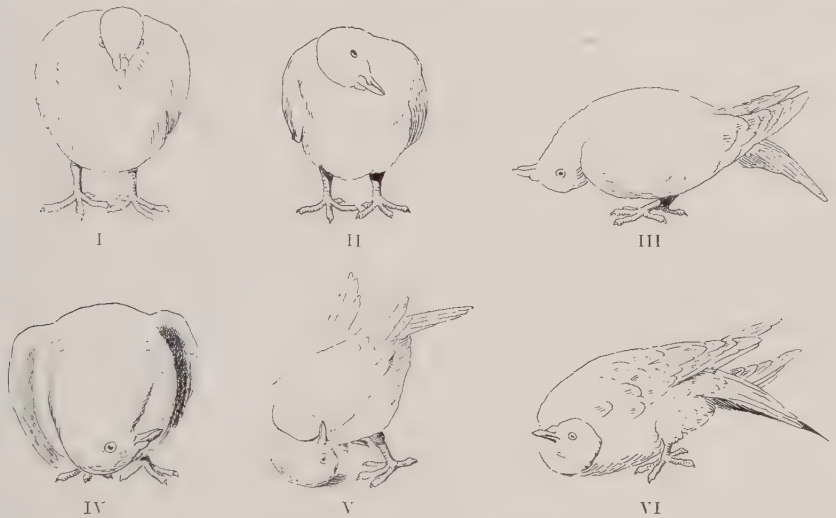


Abb. 18. Die 6 Stadien der anfallsweise auftretenden Kopfverdrehungen der Taube nach rechtsseitiger Labyrinthexstirpation. (Nach J. R. EWALD.)

An Vögeln, und zwar speziell Tauben, sind die Folgeerscheinungen einseitiger Labyrinthexstirpation vorzüglich von EWALD studiert worden, dessen Ergebnisse MATTE[4], MARIKOVSKY[5] und VAN ROSSEM fast vollinhaltlich bestätigten. Die unmittelbar nach der Operation auftretenden Erscheinungen: Kopfbewegungen, Neigung zum Umfallen nach der operierten Seite, evtl. Erbrechen, sind sehr flüchtig. Merkwürdig ist, daß man schon 6—8 Tage nach der Operation durch besondere Reize (Händeklatschen, Vorhalten roter Tücher usw.) ganz eigenartige Kopfverdrehungen anfallsweise auslösen kann, die auch spontan bei forcierten Kopfbewegungen, z. B. beim Aufpicken entfernter Futterkörner auftreten können. Sie sind anfangs seltener, schwächer und von kurzer Dauer, später häufiger, stärker, und können dann stundenlang anhalten. EWALD beschreibt deren 6 Stadien; sie wurden in ihren Einzelheiten im Kapitel über den Vestibularapparat geschildert (Abb. 18). Abgesehen von diesen anfallsweise auftretenden Kopfverdrehungen sind einseitig labyrinthlose Tauben nach einigen Monaten von normalen nur durch besondere Maßnahmen zu unterscheiden.

---

[1] TRENDELENBURG, W. u. A. KÜHN: Arch. f. Physiol. **1908**, 160.
[2] GREENE, W. F. u. H. LAURENS: Amer. J. Physiol. **64**, 120 (1923).
[3] HENRI, V.: C. r. Soc. Biol. Paris **51**, 94 (1899).
[4] MATTE, F.: Pflügers Arch. **57**, 437 (1894).
[5] MARIKOVSKY, G. v.: Pflügers Arch. **98**, 284 (1903).

Beim genaueren Zusehen bemerkt man z. B., daß das Bein der operierten Seite beim Stehen etwas mehr gebeugt ist als das andere, und daß es die Tauben vorziehen, auf dem gesunden Beine zu stehen. Außerdem gibt es gewisse Unterschiede in der Beweglichkeit der Flügel u. dgl.

Auf die zahlreichen Versuche von Thornval, Groebbels, Koppányi und Kleitman, Benjamins und Huizinga u. a., die im wesentlichen mit den Ergebnissen von Ewald im Einklang stehen, kann hier nur hingewiesen werden. Auch hier gelten die schon oben angeführten Reservationen betreffs der Schlußfolgerungen aus Teiloperationen.

Munk[1] beschrieb einen interessanten Fall. Eine Taube hielt den Kopf dauernd 90° um die sagittale Achse nach rechts und 45° um die vertikale Achse nach links verdreht, so daß das rechte Auge nach unten, das linke nach oben sah. Das Tier konnte frei stehen, machte beim Gehen Kreisbewegungen nach links. Fliegen war unmöglich; aus der Hand fallen gelassen, kam es manchmal unter Überschlagen zu Boden. Es stellte sich heraus, daß dieser Taube rechts die Bogengänge (das ganze Labyrinth?) fehlten.

e) Bewegungsstörungen nach einseitiger Labyrinthexstirpation.

Einseitig operierte Fische (Galeus, Raja, Scyllium, Mustelus, Misgurnus, Perca usw.) machen unmittelbar nach der Operation heftige Rollbewegungen um ihre Längsachse zur operierten Seite; auch Kreisbahnbewegungen (Reitbahn-Manegebewegungen, Volten) zur operierten Seite kommen vor. Bald sind aber die Fische imstande, unter Beibehaltung ihrer eigenartigen Schiefhaltung vorwärts zu schwimmen. Doch treten auch dann noch, oft ganz unvermittelt, die beschriebenen Bewegungsstörungen auf und können minutenlang anhalten. Hippocampus verliert nach Fröhlich[2] seine Rollbewegungen um die Längsachse überhaupt nie.

Amphibien und Reptilien kriechen und laufen unter Beibehaltung der abnormen Kopfstellung, wobei der Kopf häufig zur operierten Seite ausschlägt; Nattern schleifen gewöhnlich ihren Kopf am Boden (Henri). Auch Kreisbewegungen sieht man speziell kurz nach der Operation; in späteren Stadien kann man sie durch Reize wieder auslösen. Hält man einseitig labyrinthlose Ringelnattern in der Hand, so machen diese beim Versuche zu entschlüpfen Rollbewegungen nach der labyrinthlosen Seite, die sie auch auf glattem Boden fortsetzen können (Trendelenburg und Kühn). Wenn sich Eidechsen aus der Rückenlage über die gesunde Seite umdrehen, so schließen sich auch öfters länger dauernde Rollbewegungen an. Bei Sprüngen fallen Fische und Eidechsen manchmal auf die Seite oder auf den Rücken. Schildkröten schwimmen in schiefer Stellung mit der labyrinthlosen Seite tiefer, unter dauerndem leichten Schwanken. Frösche, Eidechsen, Siredon[3], Schlangen rollen beim raschen Schwimmen gerne um die Längsachse zur labyrinthlosen Seite; auch Zirkelbewegungen sieht man. Ringelnattern unterbrechen ihr geradliniges Schwimmen gelegentlich durch heftiges Ausbiegen des Kopfes und Körpers zur labyrinthlosen Seite, worauf Spiraltouren, spiralige Windungen, evtl. Kreisbewegungen folgen (Trendelenburg und Kühn). Einseitig labyrinthlose Anurenlarven führen unmittelbar nach der Operation allerlei solche abnorme Bewegungen aus; sie überstürzen sich dabei auch oft (Herter). Im Laufe der weiteren Entwicklung nehmen diese Störungen mehr und mehr ab.

Tauben können unmittelbar nach der Operation überhaupt nicht stehen, gehen und fliegen. Sie fallen zur operierten Seite um. Wenn diese stürmischen Erscheinungen allmählich geschwunden sind, dann machen sie noch gerne beim Gehen einige Zeit Kreisbewegungen und fliegen auch gelegentlich mit der Tendenz zu Spiraltouren nach der operierten Seite. Diese Bewegungsstörungen verlieren sich in den späteren Stadien fast völlig (Ewald). Gehen, Laufen und Fliegen unterscheidet sie nicht mehr von normalen Tieren (Groebbels, Benjamins und Huizinga).

f) Körperhaltung nach doppelseitiger Labyrinthexstirpation.

Das charakteristischste Symptom nach doppelseitiger Labyrinthexstirpation ist für gewöhnlich, daß solche Fische in jeder beliebigen Lage am Boden oder im Wasser liegenbleiben können. Ist eine bestimmte Lage physikalisch durch

[1] Munk, H: Arch. f. Physiol. **1878**, 347.
[2] Fröhlich, A.: Pflügers Arch. **106**, 84 (1905).
[3] Laudenbach, J.: Pflügers Arch. **77**, 31 (1899).

besondere Stabilität ausgezeichnet, so herrscht diese vor; das ist z. B. nach BETHE[1] beim Scardinius erythrophthalmus der Fall, der auch als Kadaver auf der rechten Seite liegt. Ebenso bleibt Hippocampus infolge der hoch liegenden Schwimmblase immer in aufrechter Stellung (A. FRÖHLICH[2]). Bei Kriechtieren muß eine abnorme Lage nicht unbedingt zu sehen sein, der Kopf kann geradeaus gehalten werden, die Extremitäten können symmetrisch stehen. Bei Amblystoma sind die Vorderpfoten sehr schlaff und kehren die Fußsohlen nach aufwärts (GREENE und LAURENS[3]). Doch liegen doppelseitig labyrinthlose Larven und erwachsene Exemplare von Amblystoma, Frösche, Schildkröten, Schlangen und Eidechsen öfters eine Zeitlang auf dem Rücken am Boden. Wenn auch hier alle labyrinthären Stellreflexe fehlen, so erfolgt doch schließlich je nach Tierart mehr oder weniger prompt Umdrehen; es treten hier vikariierend sog. optische Stellreflexe und solche infolge asymmetrischer Berührungsreize in Funktion. Nach dem Umdrehen taumeln solche Tiere, speziell Eidechsen (TRENDELENBURG und KÜHN[4]) mehrmals hin und her, sogar Rollen um die Längsachse kann die Folge sein; es fehlt eben die sichere Balance. Als interessant sei noch bemerkt, daß Anurenlarven, bei denen die Labyrinthanlage noch nicht entwickelt ist, in jeder beliebigen Stellung liegen bleiben können (HERTER[5]); hier liegt sozusagen das rein natürliche Experiment bezüglich der Bedeutung des Labyrinthes, der labyrinthären Stellreflexe für die Körperhaltung vor. Auch Amphioxus, der noch keine Labyrinthlage besitzt, schwimmt in jeder Lage (POLIMANTI[6]). HERTER konnte einige seiner Larven, denen er beiderseitig die Labyrinthanlage zerstört hatte, bis zur Metamorphose erhalten. Die entwickelten kleinen Anuren zeigten eine merkwürdige opisthotonische Stellung, wobei die Vorderbeine nach vorne und seitlich ausgestreckt waren; sie blieben oft lange bewegungslos, alle vier Extremitäten von sich gestreckt, am Rücken liegen. Wenn man labyrinthlose Schlangen, Schildkröten usw. in der Hand hält und sie schüttelt, so pendelt der Kopf haltlos hin und her.

Abgesehen von den ganz turbulenten Erscheinungen, die man bei Tauben unmittelbar nach doppelseitiger Labyrinthexstirpation sieht — die Tiere können überhaupt nicht stehen, sondern liegen in einem Winkel des Käfigs, der Kopf pendelt ständig hin und her —, kann man in den späteren Stadien, wenn Kompensationen eingetreten sind, nur wenig Abnormes bemerken. Die Tiere stehen ruhig und aufrecht, oft stundenlang und bewegen sich nicht gerne. In einen kleinen Käfig eingesperrt werden sie dagegen, wenn sie anstoßen, leicht von einer Unruhe befallen, fallen um, treten sich auf die Flügel und bleiben am Rücken liegen (EWALD). Schläft die Taube im Stehen ein oder zieht man ihr eine Kopfkappe über den Kopf, so sinkt alsbald der Kopf der Schwere nach zwischen die Beine. Dies beweist, daß die normale Kopfstellung bei geschlossenen Augen durch labyrinthäre Stellreflexe, die nunmehr fehlen, garantiert wird. Der Kopf ist mangelhaft fixiert, beim Schütteln der Taube schlenkert er haltlos hin und her und schlägt an die Flügelkuppen. Setzt man eine solche Taube auf eine Stange, so ist sie bei offenen Augen imstande, einigermaßen ihr Gleichgewicht zu erhalten, wenn man die Stange nicht zu rasch dreht bzw. die Taube neigt. Schon hierbei offenbart sich der Mangel der labyrinthären Balance, die nun teilweise durch optische Einflüsse ersetzt wird. Bei verschlossenen Augen

[1] BETHE, A.: Biol. Zbl. **14**, 95, 563 (1894).
[2] FRÖHLICH, A.: Pflügers Arch. **106**, 84 (1905).
[3] GREENE, F. W. u. H. LAURENS: Amer. J. Physiol. **64**, 120 (1923).
[4] TRENDELENBURG, W. u. A. KÜHN: Arch. f. Physiol. **1908**, 160.
[5] HERTER, K.: Z. allg. Physiol. **19**, 335 (1921).
[6] POLIMANTI, O.: Arch. f. Physiol. **1910**, 129.

kann sie den Gleichgewichtsversuch entgegen dem Normaltier überhaupt nicht bestehen, sie fällt sofort herunter (Ewald, Groebbels, Benjamins und Huizinga, Koppányi und Kleitman an Hühnern und Enten).

g) Bewegungsstörungen nach doppelseitiger Labyrinthexstirpation.

Labyrinthlose Fische schwimmen in jeder Stellung unsicher, unbeholfen und schwankend. Rollbewegungen um die Längsachse ohne Bevorzugung einer bestimmten Richtung treten auf, auch zu Kreisbewegungen kommt es. Das Ergreifen der Nahrung macht Schwierigkeiten, die Tiere schießen oft im letzten Augenblicke am Futter vorbei. Bunte Bewegungsstörungen sind auch nach Zerstörung von Bogengängen resp. Durchschneidung einzelner Ampullennerven zu sehen.

Amphibien und Reptilien kriechen und laufen nach doppelseitiger Labyrinthexstirpation ungeschickt, langsam und plump; Frösche, Siredon usw. kriechen unter Umständen auch rückwärts. Die Tiere schwanken ständig, der Kopf pendelt haltlos nach allen Richtungen. Bei der Nahrungsaufnahme schießen die Tiere mit wackelnden Kopfbewegungen auf das Futter los und verfehlen häufig das Ziel. Dabei fallen die Tiere gelegentlich um, und nicht selten schließen sich Rollbewegungen an. Labyrinthlose Frösche springen meist steil in die Höhe, überschlagen sich dabei und kommen auf den Rücken zu liegen. Beim Schwimmen, das inkoordiniert unter ständigem Schwanken in jeder Lage erfolgen kann, rollen die Tiere bald nach rechts oder links (Abb. 19) oder führen auch regelrechte Purzelbäume um die Transversalachse aus. Das Schwimmen ist fast richtungslos, geht bald auf-, bald abwärts, bald in Spiraltouren oder Zirkeln. Herter beschreibt dies auch an Anurenlarven, die noch keine entwickelte Labyrinthanlage haben. Amblystomalarven haben ständig eine Emprosthotonusstellung, der Kopf ist nach abwärts gebeugt. Bei der labyrinthlosen Ringelnatter nimmt der Kopf ständig an den Schlängelbewegungen beim Schwimmen teil, was das normale Tier nie zeigt (Trendelenburg u. Kühn). Solche Ringelnattern schwimmen aber sonst immer in Normalstellung; bei den Schildkröten ist dies völlig klar, denn die Bauchlage ist die stabilste.

Tauben können nach doppelseitiger Labyrinthexstirpation ruhig und in gerader Linie gehen, wenn auch hier und da der Gang in Zickzacklinien erfolgt. Aber die Beine knicken öfters ein und der Kopf pendelt an Stelle der sonst typischen Nickbewegungen haltlos hin und her. Beim raschen Gehen sind die Tauben unsicher, sie gehen bald schneller, bald langsamer; sie sind dazu gezwungen, um ihr Gleichgewicht zu erhalten, denn der Körper schleudert hin und her. Über einen etwas dickeren Stab stürzen sie leicht, weil die Füße zu wenig gehoben werden. Beim Fressen sind die Bewegungen meist ruckartig, beim Wassertrinken wird der Kopf oft zu tief ins Wasser gesteckt; sonst sieht man dabei keine Besonderheiten, wenn schon einige Zeit nach der Operation verstrichen ist. Gleich nach der Labyrinthexstirpation ist das Fressen und Trinken ganz unmöglich, die Tauben müssen gefüttert werden. Ein richtiger Flug ist doppelseitig labyrinthlosen Tauben überhaupt unmöglich; sie erheben sich höchstens ein wenig in die Höhe und fliegen einige Meter über den Fußboden hin. Bei verschlossenen Augen bleiben solche Tauben überhaupt ruhig an Ort und Stelle stehen und verfallen bald in „hypnoseartige" Zustände (Breuer, Ewald, Borries, Groebbels, Benjamins und Huizinga usw.). Bewegungsleistungen sind unter diesen Bedingungen ausgeschlossen.

Eine eigenartige Beobachtung machten regelmäßig Kleitman und Koppányi[1]. Eines ihrer doppelseitig operierten Hühner hielt seinen Kopf ständig nach unten gesenkt und ging dabei ausnahmslos rückwärts. Die Autoren konnten dann auch an normalen und decerebrierten Hühnern durch künstliche Fixation des analog ventroflektierten Halses ausnahmslos Rückwärtsgehen erzwingen und schließen daraus, daß dieses Symptom wahrscheinlich durch die charakteristische Verbiegung des Halses ausgelöst wird.

[1] Kleitman, N. u. Th. Koppányi: Amer. J. Physiol. 78, 110 (1926).

B. Einfluß des Gesichtssinnes auf die Körperhaltung und Körperstellung.

Dem Gesichtssinne kommt bei unseren Vertebraten keine so bestimmende Bedeutung in bezug auf Körperhaltung, Bewegungsrichtung usw. zu, wie bekanntlich bei vielen Avertebraten; doch ist auch hier ein Einfluß vielfach unverkennbar. Die optischen Einflüsse können, verschieden je nach Tierart, neben den Labyrinthen die normale Körperhaltung garantieren, oder sie können vikariierend eintreten. Manchmal ist die Einwirkung asymmetrischer optischer Eindrücke geradezu so stark, daß trotz sonst vollkommen normaler Verhältnisse Haltungs- und Bewegungsanomalien dadurch hervorgerufen werden können.

a) Einfluß des Gesichtssinnes auf Haltung und Bewegung.

Lyon[1] erzeugte an verschiedenen Knochenfischen (speziell Barschen) mittels Sehnervendurchschneidung, Exstirpation eines Auges, Cornealtrübung durch Hitze oder Säure resp. durch Bemalen der Cornea mit einer Mischung von Vaseline und Lampenschwarz einseitige Blindheit. Alle so behandelten Tiere blieben schief mit der normalen Seite unten liegen. Ein solcher Fisch konnte in diesem Zustande 3 Monate hindurch beobachtet werden. Einige von den Fischen zeigten auch eine bestimmte Tendenz zu Kreisbewegungen mit dem normalen Auge zum Zentrum gerichtet; dies war jedoch weniger ausgesprochen, wenn die Cornea nur mit einer nicht reizenden Pasta verhüllt worden war, als wenn eine Durchschneidung des Sehnerven resp. Augenexstirpation vorgenommen worden war.

Pearcy und Koppányi[2] verlagerten bei Goldfischen (Carassius auratus) ein Auge ohne Verletzung der Gefäße und Nerven und ohne Verletzung des Labyrinthes in eine künstliche Orbita etwa in die Medianebene des Kopfes. Das Auge heilte ein, das Verhalten der Fische blieb normal. Nun wurde das normale Auge zerstört, so daß die Fische Zyklopen glichen. Nach ca. 10 Tagen bildete sich sowohl in der Ruhe als auch beim Schwimmen der Fische eine Schieflage zur operierten Seite aus, die in 4—6 Wochen ein Maximum von 45° aufwies. Es waren Anzeichen eines guten Sehvermögens vorhanden. Insoweit wäre eine gewisse Analogie mit den eben erwähnten Versuchen von Lyon vorhanden. Abweichend ist das Verhalten der so behandelten Goldfische der beiden Autoren dadurch, daß nach Reponierung des „Zyklopenauges" in die ursprüngliche Orbita die Schieflagerungen wieder völlig verschwanden.

Über einschlägige interessante Beobachtungen an Serranus, Trigla, Pagellus, Apogon usw. berichtet Polimanti[3]. Diese Fische erkrankten im Aquarium an infektiöser Aerophthalmie, welche sich in einem mehr oder weniger ausgesprochenen Exophthalmus, Trübungen der brechenden Medien und Sensibilitätsstörungen der Augen äußert; das Auge hat eine abnorme Lage und in der Vorderkammer findet sich eine gewisse Menge Luft. Derartig erkrankte Fische zeigten bei einseitiger oder zweiseitiger Aerophthalmie sowohl in Ruhe als auch in Bewegung anormale Lagen. Z. B. lag ein linksseitig erkrankter Trigla (Knurrhahn) — die Vorderkammer war komplett mit Luft erfüllt in Ruhe immer schräg auf dem Boden nach der (linken) Seite der Augenläsion gebogen; die drei Fußflossen der rechten Seite waren an den Körper angezogen, die linken vollkommen abduziert und nach vorne geschoben, der Schwanz war rechts ausgebogen. Sobald ein solcher Fisch eine Bewegung begann, gleichgültig, ob er am Boden ging oder schwamm, so war es eine Reitbahnbewegung nach der ge-

[1] Lyon, E. P.: Amer. J. Physiol. **24**, 244 (1909).
[2] Pearcy, J. Fr. u. Th. Koppányi: Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Wood's Hole **49**, 61 (1925) — Science. **60**, 502 (1924).
[3] Polimanti, O.: Z. allg. Physiol. **13**, 348 (1912).

sunden Seite. Erkrankte auch das zweite Auge, so verschwanden diese asymmetrischen Lagen und Bewegungen alsbald. Mit doppelseitiger Aerophthalmie behaftete Fische zeigten nur insofern eine Abnormität, als sie stets in schräger Richtung liegend mit dem Kopfe nach unten einen Winkel von 45° bildeten.

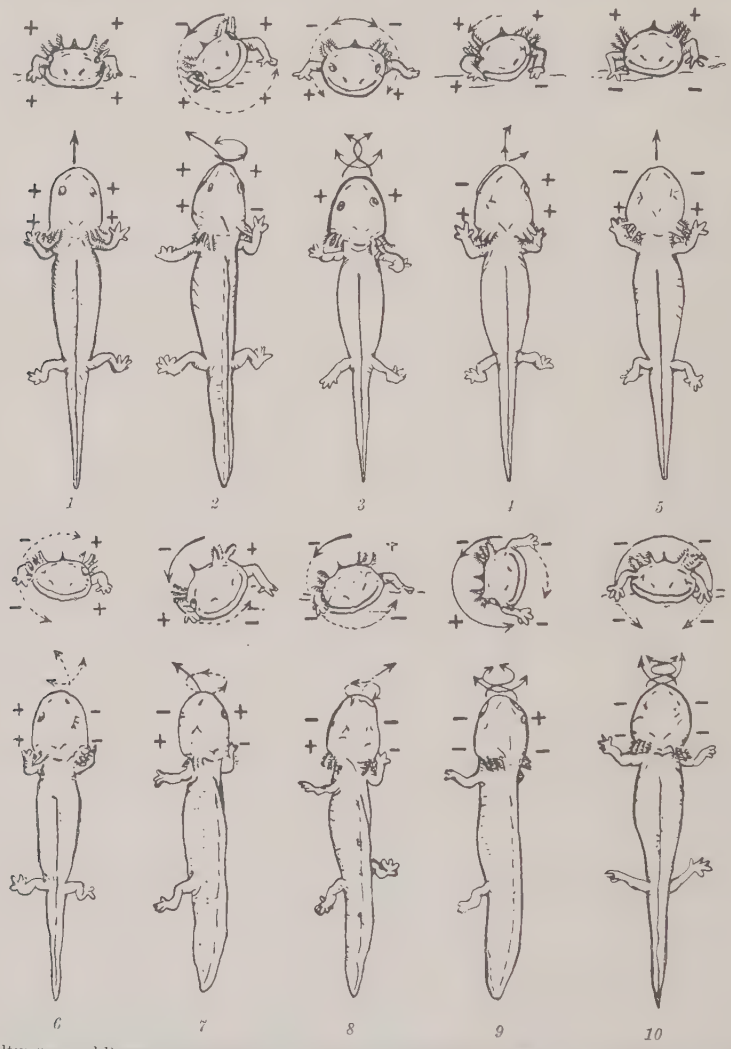


Abb. 19. Haltungs- und Bewegungsanomalien von etwa 80 Tage alten Larven von Amblystoma punctatum nach Exstirpation von Labyrinth, Augen bzw. kombinierten Operationen. Die oberen Reihen sind von vorne gesehen, die unteren von oben gesehen gezeichnet. Bei den von vorne gesehenen Abbildungen bedeuten die dorsal gelegenen + - bzw. - -Zeichen Vorhandensein resp. Fehlen des betreffenden Labyrinthes, die ventral gelegenen + - bzw. - -Zeichen in ähnlicher Weise Vorhandensein resp. Fehlen des betreffenden Auges. Die bei den von oben gesehenen Abbildungen in Augen- bzw. Ohrennähe eingetragenen + - resp. - -Zeichen haben dieselbe Bedeutung. Die kontinuierlich ausgezogenen Pfeile weisen bei den von vorne gesehenen Abbildungen auf eine Haltungsanomalie in Ruhe oder beim Kriechen hin. Die gestrichelten Pfeile sollen dagegen auf die Richtung und das Ausmaß etwa vorhandener Bewegungsstörungen (Rollungen usw.) beim Schwimmen aufmerksam machen. Bei den von oben gesehenen Abbildungen bedeuten die am Kopfende gezeichneten Pfeile die Abweichung von der geraden Bewegungsrichtung bei der Lokomotion; die akzessorischen Pfeile zeigen die Richtung der Bewegungsstörungen oder Rollungen an; sind sie ausgezogen, so ist die betreffende Rollung die Regel, sind sie gestrichelt, so heißt das, daß dergleichen Bewegungsstörungen gewöhnlich, aber nicht immer vorkommen. *1* normales Tier, *2* rechtes Labyrinth exstirpiert, *3* beide Labyrinthe exstirpiert (hier fehlen infolge eines Versehens bei der unteren Abbildung die + Zeichen), *4* linkes Auge exstirpiert, *5* beide Augen exstirpiert, *6* rechtes Labyrinth und rechtes Auge exstirpiert, *7* rechtes Labyrinth und linkes Auge exstirpiert, *8* rechtes Labyrinth und beide Augen exstirpiert, *9* beide Labyrinthe und linkes Auge exstirpiert, *10* beide Labyrinthe und beide Augen exstirpiert. (Nach F. W. Greene und H. Laurens.)

Daß dieses Verhalten mit optischen Orientierungsstörungen zusammenhängt, bewies POLIMANTI dadurch, daß die Fische sofort ihre normale horizontale Lage einnahmen, wenn sie durch komplette Cornealtrübung vollkommen erblindeten; einzig das Schwimmen erfolgte dann etwas schwankend.

Ausführliche Untersuchungen, die geeignet sind, die gegenseitigen Wechselbeziehungen zwischen Labyrinth und Auge kennenzulernen, stammen von GREENE und LAURENS[1] an Amblystoma punctatum. Wenn man einem solchen Tiere *ein Auge exstirpiert*, so sieht man nur eine leichte Kopfdrehung zur gesunden Seite, besonders wenn das Tier seine Aufmerksamkeit der in der Nähe befindlichen Nahrung zuwendet (Abb. 19/4). Kriechen und Schwimmen sind normal, wenn auch ein gewisser Defekt in der Balance nicht abzuleugnen ist. Wenn Amblystomalarven frühzeitig, solange die Ohranlage noch nicht funktionsfähig ist, ein Auge exstirpiert wird, so zeigen sie die Tendenz, auf der operierten Seite zu liegen; erst wenn die Labyrinthe schon funktionieren, richten sie sich auf und verhalten sich, speziell bei der Nahrungsaufnahme, wie oben beschrieben.

Larven nach *beiderseitiger Augenexstirpation* zeigen keine bemerkenswerten Abweichungen von der Normalhaltung und Bewegung (Abb. 19/5). Nach der Metamorphose geraten sie durch Reizung oft in einen bemerkenswerten Opisthotonus.

Nach *einseitiger Labyrinthexstirpation* und *gegenseitiger Exstirpation eines Auges* kombinieren sich die Symptome beider Organverluste, d. h. das Tier (Larve oder erwachsenes Tier) liegt auf der ohrlosen Seite, noch stärker geneigt, als es die einseitige Labyrinthexstirpation allein bewirkt (Abb. 19/7).

Fast vollkommen kompensieren sich *einseitige Labyrinthexstirpation* und *gleichseitige Augenentfernung* in ihren Wirkungen. Ein solches Amblystoma zeigt für den ersten Blick in Ruhe eine völlig normale Haltung; im Wasser schwimmt es in normaler Gleichgewichtslage. Erst bei genauer Beobachtung ist eine geringe Neigung des Tieres, hauptsächlich des Kopfes zur Seite des vorhandenen Auges und Labyrinthes zu sehen (Abb. 19/6). Hierbei handelt es sich also schon um eine optische Überkompensation des einseitigen Labyrinthverlustes durch das restierende Auge. Erst bei Reizungen neigt sich das Tier zur labyrinth- und augenlosen Seite. Ebenso unterliegt die optische Kompensation, wenn das Tier rasch schwimmt, dann weicht es nämlich zur labyrinthlosen Seite ab und wirft sich zur normalen Seite. Umgekehrt überwiegt beim Nahrungsholen wieder das Auge, das Tier dreht sich zur Seite des unverletzten Auges.

Abb. 20. Haltung eines 10 Monate alten Amblystoma punctatum, dem das rechte Labyrinth und beide Augen exstirpiert wurden. (Nach F. W. GREENE und H. LAURENS.)

Nach *Verlust beider Augen* und *eines Labyrinthes* zeigt Amblystoma nur verstärkt die typische Schiefstellung wie nach einseitiger Labyrinthexstirpation. Sehr ausgesprochen ist die Kopfdrehung und Kopfneigung zur labyrinthlosen Seite (Abb. 19/8, 20). Das Vorderbein der labyrinthlosen Seite ist gebeugt und adduziert, das andere Vorderbein extendiert und abduziert. Daß hier die Symptome noch ausgesprochener sind, deutet darauf hin, daß sonst das Vorhandensein der Augen einen gewissen korrigierenden Einfluß hat. Der Augenverlust scheint auch mit dem Opisthotonus zusammenzuhängen, der unter diesen Umständen speziell bei erwachsenen Individuen zu sehen ist. Beim Schwimmen drehen sich die Tiere und rollen zur ohrlosen Seite, aber sie werfen sich nicht und machen keine Zirkelbewegungen wie Tiere nach einseitiger Labyrinthexstirpation zur gesunden Seite, sondern zur ohrlosen Seite (Abb. 19/8). Beim Gehen, das sehr unstät und unkoordiniert erfolgt, ist das Verhalten beider gleich. Aber die augenlosen und einseitig exstirpierten Amblystoma machen oft jähe Bewegungen, fallen und rollen über und über, und bleiben dann für einige Zeit, die Beine starr ausgestreckt, am Boden liegen, offenbar unfähig, sich aufzurichten.

Sehr schwere Störungen macht bei Amblystoma der *Verlust beider Labyrinthe* und *eines Auges* (Abb. 19/9). Bei der Stellungsnahme nach dem Schwimmen spielt der Zufall vielleicht noch eine größere Rolle als beim bloß labyrinthlosen Tiere; das Strampeln beim Versuche sich aufzurichten, scheint länger zu dauern und weniger erfolgreich zu sein. Die Lokomotion erfolgt mit noch größerer Hilflosigkeit, korrektive Bewegungen sind oft fruchtlos. Das Schwimmen ist wild, unkoordiniert, von Rollbewegungen, Purzelbäumen usw. begleitet. Sitzt das Tier einmal mit der Bauchseite nach unten, und sind alle vier Beine im Kontakt mit dem Boden, dann ist es gewöhnlich um ca. 45° zur Seite des vorhandenen Auges geneigt. Diese Schiefhaltung wechselt je nach dem Gebrauche des Auges. Beim Bestreben, Nahrung aufzunehmen, wendet das Tier der Nahrung das einzige Auge immer mehr und mehr zu, neigt

[1] GREENE, F. W. u. H. LAURENS: Amer. J. Physiol. **64**, 120 (1923).

sich dabei immer mehr und mehr und fällt schließlich auf den Rücken; der Enderfolg ist also ein totaler Verlust des Gleichgewichtes, Nahrungsaufnahme ist meist geradezu unmöglich. Deshalb geht auch die Weiterentwicklung solcher Amblystomalarven sehr langsam, die Metamorphose erfolgt später als gewöhnlich. Bei solchen Tieren entwickelt sich fast durchwegs ein sehr starker Opisthotonus, der durch das ganze Leben anhält. Er hängt offenbar mit dem Fehlen des einen Auges zusammen, denn beiderseitige Labyrinthentfernung führt zu einem Emprosthotonus.

Nach *doppelseitiger Labyrinth-* und *Augenexstirpation* fehlt jede Gleichgewichtserhaltung überhaupt (Abb. 19/10). Einnahme der Normalstellung hängt allein vom Zufall ab. Die Tiere bleiben in jeder Lage unbestimmte Zeit liegen. Es spielen also beim Amblystoma *optische Stellreflexe* eine bemerkenswerte Rolle, denn bloß labyrinthlose Tiere richten sich im Hellen doch in einer gewissen Zeit in die Normalstellung auf; im Dunkeln verhalten sie sich dagegen wie nach Augenverlust. Beim Schwimmen machen die Tiere konstant Zirkelbewegungen nach der einen oder der anderen Seite, werfen sich dabei auch auf den Rücken (Abb. 19/10). Das Gehen ist ähnlich wie bei Labyrinthlosen, es wird also offenbar auch durch taktile Reize garantiert. Nahrungsaufnahme ist nur durch den „Geruch" und Kontakt mit der Mundregion möglich. Opisthotonus ist gelegentlich, aber nicht konstant zu sehen.

An Lacerta agilis konnten Trendelenburg und Kühn[1] beobachten, daß bei offenen Augen auch nach doppelseitiger Labyrinthexstirpation noch geringe kompensatorische Kopfstellungen vorhanden waren, die erst verschwanden, wenn die Augen geschlossen waren. Es kommen also auch bei den Eidechsen wenn auch weniger bedeutungsvolle optische Stellreflexe in Betracht.

Innig verknüpft ist die Erhaltung der Normalstellung mit der Funktionsfähigkeit des Gesichtssinnes bei den Vögeln. Spielt doch der Gesichtssinn bei den Vögeln bekanntlich eine ganz besonders hervorragende Rolle.

Schon Breuer[2], genauer Gad[3] fanden, daß labyrinthlose Tauben trotz verschiedener Körperlagen im Raume den Kopf in gewissem Ausmaße in der Normalstellung behalten, solange sie sehen. Daß es sich hierbei um rein *optische Stellreflexe* handelt, beweist, daß diese kompensatorischen Kopfstellungen sofort fehlen, wenn man die Augenlider vernäht oder ein die Augen bedeckendes Häubchen die Gesichtseindrücke ausschließt. Dann folgt der Kopf den Drehungen des Rumpfes einfach so, wie es nach dem mechanischen Zusammenhange zu erwarten ist. Auch kann eine labyrinthlose Taube mit offenen Augen auf einem Stabe eine gewisse Balanceleistung aufbringen, wenn man den Stab nicht zu rasch dreht; bei verschlossenen Augen fällt sie alsbald herunter (Ewald).

Das schönste Beispiel bieten Ewalds[4] labyrinthlose Tauben: wenn diese einschliefen, so sank der Kopf tief zwischen die Beine. Dasselbe konnte man dadurch erreichen, daß den Tauben eine lederne Kappe über den Kopf gezogen wurde, dann sank der Kopf einfach der Schwere nach herunter. Es handelt sich hier um ein vikariierendes Eintreten optischer Stellreflexe für die verlorengegangenen labyrinthären Stellreflexe. Normale Tauben halten auch im Schlafe oder mit der Lederkappe ihren Kopf aufrecht oder unter der Flügelkappe verborgen. Carlier[5] beschreibt, daß schon viele normale Vögel ihren Kopf nach rückwärts schlagen, bis sie mit dem Scheitel den Rücken berühren und der

[1] Trendelenburg, W. u. A. Kühn: Arch. f. Physiol. **1908**, 160.
[2] Breuer, J.: Med. Jb. österr. Staat. **1874**, 72; **1875**, 87 Pflügers Arch. **48**, 195 (1891); **68**, 596 (1897).
[3] Gad, J.: Mschr. „Deutsche Arbeit" **1**, H. 12 (1901/02).
[4] Ewald, J. R.: Nervus octavus. 1892.
[5] Carlier, W.: Proc. physiol. Soc. in J. of Physiol. **59**, S. L. (1924/25).

Schnabel gegen den Schwanz gerichtet ist, wenn man ihnen eine undurchsichtige Kappe über den Kopf zieht. Er sah die Tiere in dieser Lage stundenlang verharren.

Interessante ergänzende Beobachtungen bringen KLEITMAN und KOPPÁNYI[1] an Hühnern. Ein solches Tier sitzt unmittelbar nach der Blendung mit gebeugten Beinen, so daß Bauch und Kopf den Boden berühren. Erst nach mehreren Stunden steht das Tier wieder völlig normal, rührt sich aber stundenlang nicht von der Stelle. Bringt man ein solches Tier in Rückenlage, so sinkt der Kopf allmählich der Schwere nach wie bei einem labyrinthlosen Tiere. Auch in Seitenlage kommt ein solches Verhalten, wenn auch nicht ganz regelmäßig, vor. Einseitig geblendete Hühner zeigen in Seitenlage für gewöhnlich nur dann kompensatorische Kopfstellungen (Stellreflexe), wenn das sehende Auge nach oben gerichtet ist; andernfalls sinkt der Kopf der Schwere nach. Es scheint also, daß bei Hühnern in abnormen Körperlagen der Kopf nur dann seine Stellung im Raume konstant beibehält, wenn neben den labyrinthären Stellreflexen noch optische Stellreflexe unterstützend mitwirken.

Es sei noch auf die Beobachtungen von MERZBACHER[2] hingewiesen, der durch Licht- und Farbenreize bei Fröschen charakteristische Reflexbewegungen auslösen konnte. Wenn man einen farbigen Schirm relativ langsam und am besten von hinten parallel zur Längsachse des Tieres an den Augen des Frosches vorüberführt oder sich mit der Hand in entsprechender Weise nähert, so tritt in den abduzierten Hinterpfoten eine sehr deutliche Bewegung ein; diese äußert sich in Zuckungen der Zehen der Pfote bis in einem schnellen Anziehen der Pfote an den Körper. Bei Annäherung von der Seite wird das betreffende Bein stärker und früher bewegt als das entgegengesetzte. Die Reize büßen sehr schnell an Wirksamkeit ein. Rote Farben waren gegenüber blauen und dunklen besser wirksam.

b) Einfluß des Gesichtssinnes auf die Drehreflexe.

Diesbezüglich muß jede Tierart gesondert untersucht werden, allgemeine Schlüsse lassen sich keine ziehen. Bei den Fischen scheint, soweit es sich aus den wenigen Untersuchungen schließen läßt, der Gesichtssinn keinen bemerkenswerten Einfluß auf die Drehreflexe zu besitzen, weil solche auch bei offenen Augen nach doppelseitiger Labyrinthexstirpation fehlen (LEE[3], speziell an Mustelus canis).

CYON[4] war der Meinung, daß die Drehreflexe bei Fröschen lediglich optisch (besser optokinetisch) ausgelöst werden, weil er gefunden zu haben glaubte, daß Frösche, denen eine lederne Kappe über den Kopf gestülpt war, oder die am Rücken aufgebunden waren, keine Drehreflexe zeigen. Jedoch konnten BREUER[5], LOEB[6], NAGEL[7], TRENDELENBURG und KÜHN[8], GREENE und LAURENS[9] beweisen, daß dies unrichtig ist.

Daß aber der Gesichtssinn einen mitbestimmenden Einfluß hat, konnte LOEB in schönen Untersuchungen an Phrynosoma Blainvillii zeigen, die dann von GREENE und LAURENS bestätigt wurden. Das träge Phrynosoma bleibt auf der Drehscheibe ruhig sitzen und hält die Lider minutenlang geschlossen. Bei Drehungen mit offenen Augen waren nun die Nachreaktionen durchwegs schwächer als die Drehreflexe. LOEB konnte diese Unterschiede darauf zurückführen, daß bei Drehung mit offenen Augen eine optische Komponente infolge

[1] KLEITMAN, N. u. TH. KOPPÁNYI: Proc. Soc. exper. Biol. a. Med. **23**, 767 (1926) — Amer. J. Physiol. **78**, 110 (1926).
[2] MERZBACHER, L.: Pflügers Arch. **81**, 222 (1900).
[3] LEE, F. S.: Zbl. Physiol. **6**, 508 (1892) — J. of Physiol. **15**, 311 (1894).
[4] CYON, E. v.: Ohrlabyrinth 1908.
[5] BREUER, J.: Pflügers Arch. **68**, 596 (1897).
[6] LOEB, J.: Pflügers Arch. **116**, 368 (1907).
[7] NAGEL, W. A.: Z. Psychol. u. Physiol. Sinnesorg. **16**, 392 (1898).
[8] TRENDELENBURG, W. u. A. KÜHN: Arch. f. Physiol. **1908**, 160.
[9] GREENE, W. F. u. H. LAURENS: Amer. J. Physiol. **64**, 120 (1923).

der Scheinbewegung der Außendinge eine Rolle spielt: Rotationen von Phrynosoma in einem mitrotierenden grauen Zylinder ergaben dieselben Resultate wie bei Tieren mit geschlossenen Augen, also relativ schwache Drehreflexe und stärkere Nachreaktionen[1]. Ließ Loeb einen Papierstreifen mit vertikalen Linien nach links an einem ruhenden Tiere mit offenen Augen vorbeibewegen (optokinetischer Einfluß), so zeigte sich im Prinzip derselbe Kopfdrehreflex und Kopfnystagmus wie bei einer Rechtsdrehung; Nachreaktionen traten keine auf. Die Drehreflexe während einer Drehung mit offenen Augen, so daß optokinetische Scheinverschiebungen zustande kommen können wie im oben beschriebenen Experimente, sind also deshalb relativ stärker als die Nachreaktionen, weil sie aus zwei gleichgerichteten Komponenten, einer labyrinthären und einer optischen, bestehen.

Trendelenburg und Kühn haben bei normalen Exemplaren von Lacerta agilis keine bemerkenswerten Änderungen der Drehreflexe und Nachreaktionen gefunden, wenn das Tier mit offenen Augen oder mit durch Kolloidumhäutchen geschlossenen Augen gedreht wurde. Sehr deutlich zeigte sich aber der Einfluß des Gesichtssinnes an einseitig labyrinthlosen Exemplaren. Während nämlich bei Drehungen mit geschlossenen Augen bzw. mitrotierendem Papierzylinder (Ausschluß von Scheinverschiebungen) Drehreflexe nur vorhanden waren, wenn zur Seite des vorhandenen Labyrinthes gedreht wurde und die Nachreaktionen fehlten (umgekehrt, wenn zur labyrinthlosen Seite rotiert wurde), waren bei Drehungen mit offenen Augen ausnahmslos Drehreflexe vorhanden. Bei Rotationen mit der labyrinthlosen Seite voran sind also die Drehreflexe unter diesen Bedingungen (Scheinverschiebung) an Lacerta optokinetischer Herkunft, bei Rotationen mit der gesunden Seite voran labyrinthäre und optokinetische Kombinationseffekte.

Nicht ganz so ausgesprochen, aber doch deutlich liegen die Verhältnisse bei Amblystoma punctatum nach einseitiger Labyrinthexstirpation (Greene und Laurens). Wenn mit der labyrinthlosen Seite voran mit offenen Augen und feststehendem Gesichtsfelde (Scheinverschiebung) gedreht wird, so sind die (optokinetischen) Drehreflexe sehr schwach (bei geschlossenen Augen fehlen sie überhaupt); bei Rotationen mit der gesunden Seite voran sind die kombinierten labyrinthären und optokinetischen Drehreflexe sehr stark, jedenfalls stärker, als wenn bei geschlossenen Augen resp. mit mitrotierendem Zylinder gedreht wird.

Auf optische Einwirkungen sind offenbar auch die Differenzen zwischen van Rossem[2] und Ewald zurückzuführen; Ewald behauptet, bei einseitig labyrinthlosen Fröschen seien immer Drehreflexe vorhanden; er rotierte seine Tiere entgegen van Rossem offenbar im Machschen Zyklostaten, so daß Scheinverschiebungen auftreten konnten.

Nach doppelseitiger Labyrinthexstirpation sind bei offenen Augen an Lacerta noch sehr deutliche, rein optokinetische Kopfdrehreflexe (80—90°), evtl. auch Kopfnystagmus vorhanden, bei Emys nur geringe (Trendelenburg und Kühn). Bei labyrinthlosen Fröschen scheinen unter Umständen noch geringe optokinetische Drehreflexe zu bestehen (Cyon, Steiner[3]). Beim Amblystoma fehlen die Drehreflexe nach doppelseitiger Labyrinthexstirpation trotz offener Augen meistens (Greene und Laurens).

Den Einfluß des Gesichtssinnes auf die Drehreflexe bei der Taube kannten schon Breuer[4], Mach[5], Cyon u. a., wenn sie ihn auch nicht immer entsprechend

[1] Daß hier die Nachreaktionen stärker erscheinen als die Drehreflexe hängt wohl nur mit der mangelhaften Drehmethode zusammen; bei manuell betriebenen Dreheinrichtungen fällt die Endverzögerung in der Regel größer aus als die Anfangsbeschleunigung.

[2] Rossem, A. van: Onderzoek. Physiol. Lab. Utrecht. V. Reihe, **9**, 151 (1908).

[3] Steiner, J.: Froschhirn 1885.

[4] Breuer, J.: Pflügers Arch. **68**, 596 (1897) — Med. Jb. d. österr. Staat. **1875**, 87.

[5] Mach, E.: Grundlinien der Lehre von den Bewegungsempfindungen, 1875.

in Rechnung zogen. Ewald, dem sich van Rossem anschloß, fand bei der Taube nach Exstirpation beider Augen den Kopfdrehreflex und den Nystagmuswinkel kleiner als bei sehenden Tauben und feststehendem Gesichtsfelde. Cyon und Groebbels[1] wollen bei Rotationen von Tauben mit Kopfkappen keine wesentlichen Veränderungen der Drehreflexe gesehen haben. Borries[2] verlangt für exakte Untersuchungen des Labyrinthes bei Vögeln unbedingt die Kopfkappe, indem er beweist, daß der Kopfnystagmus bei Drehungen mit offenen Augen ein kombinierter labyrinthär-optokinetischer ist. Van Rossem zeigte, daß bei labyrinthlosen Tauben bei Rotationen mit offenen Augen (Scheinverschiebung) noch ein schwacher, rein optokinetischer Kopfdrehreflex und Kopfnystagmus vorhanden ist, der bei Augenverschluß sofort verschwindet.

Groebbels[3] findet, daß Tauben bei raschen Progressivbewegungen nach vorne, hinten und nach einer Seite den Schwanz einmal kurz spreizen. „Es handelt sich um eine optokinetische Reaktion, die nach Verschluß der Augen stark abgeschwächt wird oder sogar fehlen kann", schreibt der Autor. An benachbarter Stelle steht aber auch: „Entfernt man hingegen beide Labyrinthe vollständig, so erlischt die Reaktion nach eingetretener Degeneration der direkten Vestibularisbahnen.[4]" Es dürfte sich also offenbar, wenn man die nicht ganz klare Darstellung von Groebbels so verstehen darf, auch hier um eine optokinetisch und labyrinthär bedingte Reaktion handeln.

C. Einfluß des Gehörsinnes auf die Körperhaltung.

P. Tullio hat in seinem interessanten Buche „L'orecchio" ein wenn auch nicht völlig unbekanntes, so doch wenig beachtetes Wissensgebiet erschlossen: die Reflexbewegungen verschiedener Tierarten auf Schallreize. Tullio zeigt in sorgfältigen, breiten Ausführungen, daß Tauben, Hühner, Enten, Truthähne, Gänse, aber auch Säugetiere bei asymmetrischen Schalleinwirkungen (Stimmgabeln, Pfeifen) in ganz charakteristischer und konstanter Weise reagieren. Es eignen sich besonders junge Rassentiere. Es treten ganz typische Kopfhaltungen auf, die mit Nystagmus verknüpft sein können und von der Schallrichtung abhängig sind; die Augen zeigen Deviationen und Nystagmus; rhythmische Beinbewegungen können auftreten; der Gang kann behindert sein, so stark können die Gleichgewichtsstörungen sein. Tullio weist immer wieder darauf hin, daß alle genannten Erscheinungen in ihrer Stärke von der Tonintensität abhängig sind, allen Variationen der Tonstärke genau folgen. Nach Cocainisierung der Labyrinthe erlischt die Fähigkeit, auf Töne zu reagieren. Es lohnt sich, Tullios Ausführungen im Detail zu folgen.

Ganz besonders verstärkt fand Tullio diese Reflexe bei Tauben nach Eröffnung der knöchernen Kanäle. Nach Eröffnung eines knöchernen Bogenganges erfolgen die Reflexbewegungen in der Ebene dieses Kanales. Tullio hat auch unter Verwendung gewisser Hilfsmittel die Endolymphe in den häutigen Kanälen während Toneinwirkungen mit dem Mikroskop beobachtet und dabei eigenartige Strömungen und Wirbelbildungen sehen können. Tullios Schlußfolge-

---

[1] Groebbels, F.: Z. Biol. **76**, 83 (1922).

[2] Borries, G. V. Th.: Studier over vestibulaer Nystagmus. Kopenhagen 1920 — Acta oto-laryng. **2**, 398 (1921).

[3] Groebbels, F.: Pflügers Arch. **217**, 643 (1927).

[4] In dieser Formulierung liegt, wie schon einmal oben bemerkt, eine recht schwerwiegende Behauptung. Sie würde ja bedeuten, daß nach Entfernung der Labyrinthe (Rezeptionsapparate) noch labyrinthäre Reflexe vorhanden wären, und daß diese erst nach Degeneration der nervösen Bahnen erlöschen. Das würde in völligem Widerspruche zu allen bisherigen Ergebnissen stehen, es sei denn, man würde hier ausschließlich das Verhalten bei galvanischer Reizung berücksichtigen wollen, woran Groebbels vielleicht denkt.

rungen zielen darauf hinaus, den Bogengängen und dem Vorhofapparate einen Anteil an den akustischen Funktionen des Innenohres zuzuschreiben, wie es schon ähnlich von Preyer u. a. versucht worden ist. Es ist hier nicht der Ort, dieser Frage näher zu treten, deren Entscheidung ganz gewiß sehr schwer fällt. Tullios Experimente sind keineswegs anzuzweifeln; daß bei Toneinwirkungen nach Eröffnung eines knöchernen Kanales in der Bogengangsendolymphe Bewegungen sogar sichtbar werden können, erscheint nur natürlich; ob dasselbe schon unter normalen Verhältnissen eintritt, mag dahingestellt bleiben. Selbst wenn es auch der Fall wäre, bliebe Tullios Deutung noch nicht die einzig mögliche und zwingende. Die große Ähnlichkeit der Erscheinungen bei Bogengangsreizung durch Rotation, Verletzungen usw. und bei Schalleinwirkungen auf das Innenohr ist sicherlich verblüffend; doch berechtigt sie nicht, auf die gleiche Ursache zu schließen. Man denke z. B. nur daran, daß Augenexstirpation am Amblystoma symptomatisch einer Labyrinthexstirpation fast völlig gleichen kann.

D. Einfluß der Receptoren der Haut und des Bewegungsapparates (Proprioceptoren) usw. auf die Körperhaltung und Körperstellung.

1. Einfluß von Hinterwurzeldurchschneidungen auf Haltung und Bewegung der Extremitäten.

Daß die zentripetalen Nervenimpulse einen bemerkenswerten Einfluß auf die Haltung und Bewegung speziell der Extremitäten haben, ist eine altbekannte Tatsache. H. E. Hering[1] hat die bezüglichen Störungen am Frosche genauer untersucht[2]. Die durch Hinterwurzeldurchschneidung deafferentierten Extremitäten können in jeder künstlichen Lage gehalten werden. Bei Bewegungen werden die asensiblen Hinterbeine hyperdimensional, über das normale Ausmaß geschleudert. Beim Niederspringen werden die Extremitäten nach Deafferentierung übermäßig gebeugt und in die Höhe geworfen; sie bleiben dann in einer eigenartigen Stellung mit der Fußfläche nach außen gerichtet stehen, was Hering als „Hebephänomen" bezeichnet. Dieses Hebephänomen sieht man auch spontan oder nach gewissen Reizen am sitzenden Frosche auftreten. Die näheren Details dieses wohl allgemein geübten Vorlesungsversuches erscheinen überflüssig.

Von Trendelenburg[3] wurde in einer großen Reihe sorgfältiger Untersuchungen der Einfluß der Desensibilisierung auf die Haltung und Bewegung der Flügel und der Beine bei Tauben studiert. Derartige Experimente schienen deshalb besonders lohnend, weil es sich beim Fluge stets um die gleichzeitige Bewegung der Flügel handelt, was im allgemeinen bei den Gehbewegungen der Beine der Vier- und Zweifüßler nicht der Fall ist.

a) Durchschneidung der Hinterwurzeln eines Flügels bei Tauben.

Nach Durchschneidung der Hinterwurzeln eines Flügels sieht man an der sitzenden Taube meist keine Unterschiede in der Flügelhaltung; es kommt höchstens vor, daß der asensible Flügel etwas tiefer gehalten wird. Dasselbe ergibt auch der sog. „Fußschlingenversuch"[4], der darin besteht, daß man die Taube an den Füßen aufhängt. Ist das Tier zur Ruhe gekommen, dann hängen meist beide Flügel gleich tief herab, höchstens daß der operierte Flügel eine Spur

[1] Hering, H. E.: Arch. f. exper. Path. **38**, 266 (1897) Pflügers Arch. **68**, 1 (1897).
[2] S. auch Bickel, A. u. J. R. Ewald: Pflügers Arch. **67**, 299 (1897).
[3] Trendelenburg, W.: Arch. f. Physiol. **1906**, 1; Suppl.-Bd. **1906**, 231; **1907**, 499.
[4] Dieser Versuch stammt von J. R. Ewald (Nervus octavus) und wurde von ihm zur Untersuchung labyrinthloser Tauben verwendet.

tiefer zu stehen kommt. Dieses Verhalten ist unabhängig von der Zeitdauer nach der Operation. Der Gesichtssinn ist auf die Flügelhaltung einflußlos, wie Untersuchungen mit der Kopfkappe ergaben. Bringt man aber den Flügel in eine abnorme Stellung oder wird eine solche dadurch hervorgerufen, daß das Tier beim Gehen z. B. am Gitter mit dem Flügel hängen bleibt, so wird diese Stellung nicht korrigiert, sondern beibehalten (Abb. 21). Auch hier ist der Gesichtssinn einflußlos. Zieht man beim Fußschlingenversuch den operierten Flügel nach abwärts, so bleibt er in der abnormen Lage hängen. Der Widerstand des operierten Flügels gegen passive Bewegungen ist sehr gering; man kann beim stehenden Tiere denselben an der Flügelspitze fassend leicht vom Körper abziehen, während vom normalen Flügel dabei ein großer Widerstand geleistet wird. Benjamins und Huizinga[1] stellten bei ihren sorgfältigen Tonus-(Längen-)messungen fest, daß der Flügel der operierten Seite länger wird, während sich der kontralaterale verkürzt.

Deutliche Unterschiede ergeben sich beim *Aufstehen* aus künstlich herbeigeführter Seitenlage. Legt man das Tier auf den über den Körper gehobenen ausgebreiteten Flügel[2], wobei die Beine gut nach hinten ausgestreckt werden, so daß sie das Tier nicht sofort unter den Körper schieben kann, so richtet sich ein normales Tier oder ein solches, das auf dem gesunden Flügel liegt, blitzschnell durch einen Druck des Flügels auf. Wird die Taube aber auf den deafferentierten Flügel gelegt, so verharrt das Tier in deutlichen Fällen mehrere Sekunden hilflos in dieser Lage, führt dabei Bewegungen mit dem ausgebreiteten Schwanze, strampelnde Bewegungen mit den Beinen, mitunter auch zuckende Bewegungen mit dem unten liegenden Flügel aus, ohne durch diese Bewegungen die Lage ändern zu können, bis es dann plötzlich durch eine hastige Bewegung des auf dem Boden ausgebreiteten Flügels in die Höhe kommt. Dabei wird der normale Flügel mitbewegt.

Abb. 21. Künstlich hergestellte abnorme Flügelstellung, die nicht korrigiert wird, bei einer Taube nach Durchschneidung der Hinterwurzeln des rechten Flügels. (Nach W. Trendelenburg.)

Das *Aufstehen aus der Rückenlage* erfolgt beim Normaltier dadurch, daß es sich mit den Flügeln hebt, dann den Körper mit einem Flügel auf die Seite rollt und sich durch Druck des anderen auf die Beine bringt. Beim einseitig operierten Tiere sieht man, daß das Aufrichten meist über die gesunde Seite erfolgt, über die Seite des operierten Flügels etwas verzögert ist.

Der *Flug* zeigt trotz Hinterwurzeldurchschneidung eines Flügels keine Abnormitäten. Die Tauben können sofort nach der Operation fliegen, beide Flügel werden gleichzeitig und kräftig bewegt. In den ersten 14 Tagen nach der Operation kann man gelegentlich an manchen Tieren beobachten, daß der operierte Flügel etwas ausgiebiger bewegt wird und kleine Abweichungen in seinen Bewegungen zeigt. Es kann auch leichtes Körperschwanken vorkommen und sich

[1] Benjamins, C. E. u. E. Huizinga: Pflügers Arch. **220**, 565 (1928) — Nederl. Tijdschr. Geneesk. **71**, II, 2551 (1927).

[2] Man kann den Flügel auch unter das Tier schieben.

eine gewisse Unsicherheit beim Niedersetzen darin äußern, daß die Tiere dabei das Ziel verfehlen und stolpern. Diese Erscheinungen verlieren sich sehr bald.

Läßt man Tauben mit dem Rücken nach unten fallen, so drehen sie sich alsbald durch Flügelausbreitung und Schlagen mit den Flügeln um und fliegen fort. Unterschiede zwischen normalen und flügeloperierten Tieren sind nicht zu bemerken; das Vorhandensein der Kopfkappe ist ohne Einfluß.

Der *Balanceversuch* — Hin- und Herdrehen einer Taube mit Kopfkappe, um das Fortfliegen zu verhindern, auf einem Stab — ergibt ebenfalls keine Unterschiede: normale und einseitig operierte Tauben erhalten sich durch beiderseitige Flügelschläge ausgezeichnet im Gleichgewicht. Hie und da wird hierbei der Flügel der Operationsseite etwas höher gehoben.

Hält man eine Taube am operierten Flügel, so schlägt der normale heftig; der deafferentierte Flügel bleibt dagegen in den meisten Fällen völlig ruhig, wenn man das Tier am normalen hält. Wird das Tier am Schwanze gehalten, führen beide Flügel heftige gleichzeitige Schläge aus. Die gelegentlich zu beobachtenden *Reckbewegungen* der Flügel zeigen keine Unterschiede. Der *Gang* läßt keine Abweichungen vom normalen Verhalten erkennen.

b) Durchschneidung der Hinterwurzeln beider Flügel bei Tauben.

Nach doppelseitiger Operation ist die Flügelhaltung gegenüber der Norm kaum verändert; auch der Fußschlingenversuch läßt keine Abweichungen erkennen. Trendelenburg war deshalb der Meinung, daß der die normale Flügelhaltung bewirkende Tonus der Flügelmuskulatur kein im Flügel selbst reflektorisch ausgelöster ist und versuchte das durch Chloroformierungsversuche und vergleichende Hinterwurzel- und Plexusdurchschneidungen zu stützen[1]. Dem ist Baglioni[2] entgegengetreten, der zu dem Ergebnisse kam, daß die normale aktive Flügelhaltung alle Merkmale der bisher bekannten reflektorischen Tonusarten zeigt[3].

Beim *Stehen* und langsamen *Gehen* werden die Flügel nicht immer ruhig gehalten, sondern ab und zu gehoben, gelüftet. Beim Laufen geraten sie manchmal in leicht zitternde Bewegungen.

Erzeugt man *ungewöhnliche Flügelstellungen*, so werden diese beibehalten; auch die Augen bewirken keine Korrektur (Abb. 22).

Das *Aufstehen aus der Seitenlage* ist sehr erschwert und kann unter Umständen bei einzelnen Tieren überhaupt unmöglich sein. Sonst kommt es nach lebhaftem Strampeln der Beine meist nach einigen Sekunden unter plötzlichem Drucke des Flügels zustande. *Aufstehen aus der Rückenlage* gelingt meist überhaupt nicht (Abb. 23).

Das *Flugvermögen* ist nach doppelseitiger Operation *aufgehoben*. Die Tauben versuchen zwar, indem sie die Flügel senkrecht über den Rücken heben und mit den Füßen kräftig vom Boden abspringen, aufzufliegen, machen einen sehr starken Flügelschlag, kommen aber nur wenige Zentimeter weiter.

Läßt man die *Taube* mit dem Bauche nach unten *fallen*, so erhebt sie die Flügel und fällt dann meist ohne jeden Flügelschlag zu Boden. Es kommen

[1] Trendelenburg, W.: Arch. f. Physiol. **1907**, 499.

[2] Baglioni, S. in L. Luciani: Physiol. d. Menschen (deutsche Ausgabe) **3**, 315. Jena: Fischer 1907 — Arch. f. Physiol. Suppl.-Bd. **1907**, 71.

[3] Benjamins u. Huizinga (zitiert auf S. 123) fanden nach doppelseitiger Durchtrennung der zu den Flügeln gehörigen Hinterwurzeln in 8 Fällen eine Verminderung der Dehnungskurve, einmal eine unveränderte Kurve. Die Autoren schließen daraus, daß der gekreuzte tonusmehrende (verkürzende) Einfluß der Hinterwurzeln auf die Flügelmuskeln stärker ist als der homolaterale tonusmindernde.

gelegentlich Flügelschläge vor, die aber sehr viel seltener sind, wenn die Taube die Kopfkappe trägt, so daß man in diesem Falle dem Gesichtssinn wohl eine gewisse Bedeutung beilegen muß. Läßt man das Tier mit dem Rücken nach abwärts fallen, so erhebt es wieder die Flügel über den Rücken, Flügelschläge können ausbleiben (speziell mit Kopfkappe) oder in geringer Zahl (2—3) vorkommen. Die Taube muß nicht mit dem Rücken auf den Boden fallen, da sie durch die ausgestreckten Flügel infolge des Luftwiderstandes rein passiv umgedreht werden kann.

Der *Balanceversuch* zeigt, daß die Taube ihr Gleichgewicht unter diesen Bedingungen nicht erhalten kann. Bei jeder Bewegung werden die Flügel über den Rücken erhoben, aber die Flügelschläge bleiben aus, die Taube fällt bei größeren Exkursionen des Stabes einfach herunter; ob sie die Augen verdeckt hat oder nicht, ist gleichgültig (Abb. 24).

Abb. 22. Künstlich hergestellte abnorme Flügelstellungen, die infolge doppelseitiger Hinterwurzeldurchschneidung der Flügelnerven nicht korrigiert werden. (Nach W. TRENDELENBURG.)

Abb. 23. Versuch einer Taube nach doppelseitiger Hinterwurzeldurchschneidung der Flügelnerven aus der Rückenlage aufzustehen. (Nach W. TRENDELENBURG.)

Hält man die Taube am Schwanze oder an einem Flügel, so treten in der Regel, wenn das Tier ruhig ist, keine Flügelschläge auf. Reckbewegungen der Flügel kommen vor. Der Gang ist im allgemeinen normal.

c) Durchschneidung der Hinterwurzeln eines Beines bei Tauben.

In diesem Falle ist ein Frühstadium von etwa 2—3 Wochen von einem Spätstadium zu unterscheiden, in welchem schon nennenswerte Kompensationen vorhanden sind.

Im *Frühstadium* ist das *Gehen* zuerst unmöglich; wenn sich die Taube unter Zuhilfenahme der Flügel mit dem normalen Beine hochhebt, fällt sie meist gleich nach einer Seite um und bleibt liegen. Dabei liegt die Taube auf dem Bauche, der Körper ist etwas zur Operationsseite geneigt und wird durch den entsprechenden Flügel gestützt; die Beine ruhen bis zum Gelenk zwischen Unterschenkel und Tarsometatarsalknochen auf dem Boden und sind vorgestreckt, das operierte mehr als das andere (Abb. 25). Bei späteren Stehversuchen schwankt

das Tier noch stark; das Schwergewicht liegt vornehmlich auf dem gesunden Beine, das operierte dient nur als seitliche Stütze.

Bei den ersten *Gehversuchen* stolpert das Tier sehr oft. Das Bein der Operationsseite wird zu weit nach außen oder nach innen aufgesetzt, wird nur wenig gehoben, der Körper schwankt hin und her; das Tier kommt fortwährend zu Fall. Die Taube kann auch mit ihrem gesunden Beine auf das kranke treten, dadurch stolpern und umfallen. Der operierte Fuß wird entweder richtig aufgesetzt oder berührt auch mit dem Zehendorsum den Boden; er wird dann auch häufig nachgeschleift. Versucht die Taube sich auf eine Stange oder den Rand

Abb. 24. Taube nach doppelseitiger Hinterwurzeldurchschneidung der Flügelnerven mit Kopfkappe im „Balanceversuche" auf einem rechtwinklig abgebogenen Stabe. Die Gleichgewichtserhaltung ist unmöglich. Das Tier macht mit erhobenen Flügeln einen „Abschwung" und fällt ohne Flügelschlag herunter. Auf den Bildern A, B und C sind die Schwanzreflexe (Wendung ventralwärts) bei der Rückneigung deutlich zu sehen. (Nach W. Trendelenburg.)

einer Kiste niederzusetzen, dann erreicht das normale Bein dies gut, das operierte Bein aber tastet in der Luft herum, so daß das Tier gezwungen ist, unter fortwährendem Flügelschlagen das Gleichgewicht zu erhalten und schließlich auf den Boden zu fliegen. Daß das Fressen und Trinken unter diesen Bedingungen gestört ist, ist klar.

Beim *Fluge* ist keine Besonderheit zu bemerken, außer daß das operierte Bein schlaff herabhängt.

Die Störungen werden von Tag zu Tag geringer; nichtsdestoweniger bleiben *im Spätstadium* der Kompensation dauernde Ausfälle bestehen. Die Taube kann schließlich ganz ruhig stehen, aber der Schwerpunkt liegt über dem normalen Beine; das andere Bein verliert die Berührung mit dem Boden gewöhn-

lich nicht (Abb. 26). Erst bei Beunruhigung des Tieres wird der Fuß gehoben, manchmal sogar so weit, daß er den Kropf berührt. TRENDELENBURG bezeichnet das in Analogie zum Hebephänomen (H. E. HERING) als „Hebebewegung". Beim Kratzen steht die Taube immer auf dem gesunden Beine und kratzt mit dem deafferentierten; dabei führen aber nicht die Zehenspitzen, sondern das distale Ende des Tarsometatarsalknochens („Laufknochens") unter starkem Schwanken des Körpers das Kratzen aus.

Abb. 25. Körperhaltung einer Taube im Liegen 4 Tage nach Hinterwurzeldurchschneidung des rechten Beines. (Nach W. TRENDELENBURG.)

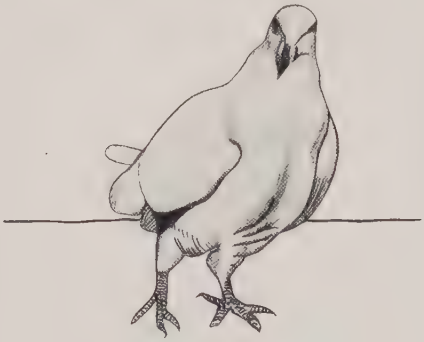


Abb. 26. Körperhaltung einer Taube im Stehen 4 Wochen nach Durchschneidung der Hinterwurzeln des rechten Beines. Der Schwerpunkt liegt über dem normalen linken Bein. (Nach W. TRENDELENBURG.)

Der Gang zeigt dauernd bemerkenswerte Eigentümlichkeiten; er ist im allgemeinen ruhig, wenn die Taube langsam geht. Der Fuß kann richtig aufgesetzt werden, wobei aber nicht die ganze Unterfläche der Zehen, sondern nur die Nagelspitzen aufgesetzt werden. Es kommt aber auch vor, daß der Fuß mit dem Zehendorsum aufgesetzt wird. Aber das operierte Bein wird bei jedem Schritte abnorm gehoben, so daß dieser Schritt abnorm groß ausfällt; es kann das Bein sogar bis zur Berührung mit dem

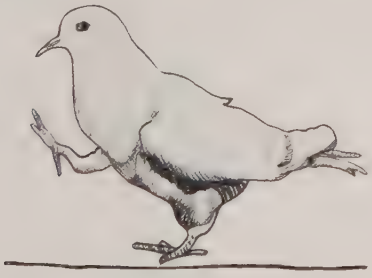


Abb. 27. Körperhaltung einer Taube im Gehen 5 Wochen nach Durchtrennung der Hinterwurzeln des rechten Beines. Das Bein der Operationsseite wird abnorm hoch gehoben, die mit diesem Beine gemachten Schritte fallen abnorm groß aus. (Nach W. TRENDELENBURG.)

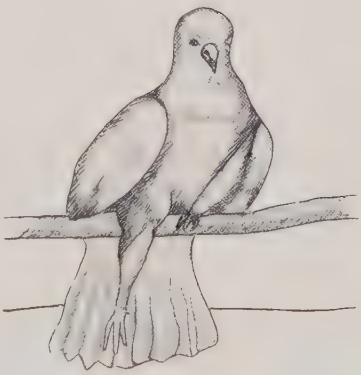


Abb. 28. Taube 4 Wochen nach Durchtrennung der Hinterwurzeln des rechten Beines auf einer Stange sitzend. Das rechte Bein hängt über die Stange herab. (Nach W. TRENDELENBURG.)

Kropfe gehoben werden (Abb. 27). Das hat wieder eine Veränderung des normalen Gangrhythmus zur Folge: die „Standzeit" des operierten Beines ist gegenüber der „Schrittzeit" abnorm verkürzt[1].

[1] TRENDELENBURG beobachtete eine Taube, die sich nur hüpfend auf dem gesunden Beine fortbewegte; dabei machte das andere insofern Mitbewegungen, als es im Moment des Abhüpfens klatschend an die Schwanzwurzel schlug und dann wieder vorgebeugt wurde, so daß es in der Hüpfpause senkrecht herabhing und mit den Zehenspitzen den Boden berührte.

Beim *Fluge* kann im Spätstadium das operierte Bein auch im Federkleide verborgen gehalten werden wie das normale. Beim *Aufsitzen auf Stangen* ähnelt das Verhalten dem Frühstadium. Die Tiere sitzen auf dem normalen Beine, während das andere herunterhängt (Abb. 28), manchmal gelingt auch das Aufsetzen des operierten Beines.

d) Durchschneidung der Hinterwurzeln beider Beine bei Tauben.

Solche Tiere ruhen mit Brust und Bauch auf dem Boden, die Flügel sind etwas gesenkt, so daß die Kanten den Boden berühren, die Füße sind weit vorgestreckt, wobei die Laufknochen ganz dem Boden aufliegen (Abb. 29). Bei Beunruhigung machen die Tauben alternierende, ganz unzweckmäßige Beinbewegungen, die Füße werden ganz hoch vom Boden aufgehoben. Beim Versuche aufzustehen werden die Flügel ausgebreitet und auf den Boden gedrückt, so daß der Oberkörper etwas gehoben wird; der Kopf wird dann gesenkt und die Flügel werden hochgehoben. In der weitaus überwiegenden Mehrzahl der Fälle ist es dem Tier ganz unmöglich, auf die Beine zu kommen, es schiebt sich höchstens vor. Einem einzigen, schon von vornherein sehr lebhaften Tiere Trendelenburgs gelang es, sich mit Hilfe von Flügelschlägen nach etwa 10 Tagen vom Boden aufzuheben und schließlich unter starkem Schwanken in der Längsrichtung einige Schritte zu gehen.

Abb. 29. Gewöhnliche Körperhaltung einer Taube in Ruhe 4 Tage nach Durchtrennung der Hinterwurzeln beider Beine. Die Füße sind vorgestreckt. (Nach W. Trendelenburg.)

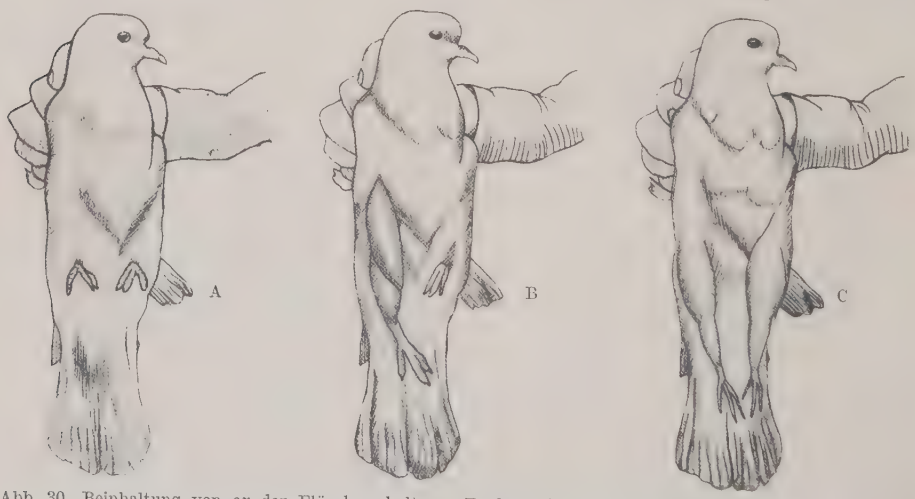


Abb. 30. Beinhaltung von an den Flügeln gehaltenen Tauben. A. Beim normalen Tier. B. Bei einem Tiere nach Durchschneidung der Hinterwurzeln des rechten Beines. Das rechte Bein hängt tiefer herab. C. Bei einem Tiere nach Durchschneidung der Hinterwurzeln beider Beine. Beide Beine hängen gestreckt herab. (Nach W. Trendelenburg.)

Tauben mit Hinterwurzeldurchschneidung beider Beine können in der Regel auch nicht auffliegen, offenbar weil das Abspringen vom Boden unmöglich ist. Ein einziges Tier konnte einige Dezimeter hoch vom Boden abfliegen und versuchte dann sich auf dem Rande eines Holzkastens niederzusetzen; es gelang nicht, die Füße erreichten nicht den Rand.

Wenn man eine Taube an den Flügeln hält, so hat sie die Beine gebeugt; nach doppelseitiger Hinterwurzeldurchtrennung hängen die Beine schlaff herab (Abb. 30). Es sei noch bemerkt, daß so operierte Tiere über 14 Tage hinaus nicht beobachtet wurden.

e) Kombinationen von Hinterwurzeldurchschneidungen der Flügel mit Labyrinthexstirpation bei Tauben.

Einseitige und doppelseitige Labyrinthexstirpationen ändern nach Trendelenburg im allgemeinen an den durch die Hinterwurzeldurchschneidungen an den Flügeln geschaffenen Verhältnissen nichts Bemerkenswertes. Es ist dabei gleichgültig, welche Operation vorausgegangen ist.

Benjamins und Huizinga[1] konnten aus ihren Experimenten nach gekreuzter Labyrinth-Hinterwurzeloperation mit Hilfe ihrer sorgfältigen Tonus- bzw. Längenmessungen an den Flügeln feststellen, daß in der großen Mehrzahl der Fälle der Einfluß der Labyrinthe auf den Tonus stärker ist wie jener der proprioceptiven Reflexe (Hinterwurzeln). Jedoch sind die Innervationsverhältnisse nicht absolut konstant. Aus anderen kombinierten Operationen (doppelseitige Hinterwurzeldurchschneidung mit einseitiger Labyrinthexstirpation, doppelseitige Labyrinthexstirpation mit einseitiger Hinterwurzeldurchschneidung, doppelseitige Labyrinth- und Hinterwurzelausschaltung) ergab sich, daß beim Zusammenarbeiten der Labyrinthe und Proprioceptoren das eine Mal der Strecktonus der Labyrinthe und das andere Mal der Strecktonus der Proprioceptoren überwiegt, daß sich aber auch beide das Gleichgewicht halten können.

f) Kombinationen von Hinterwurzeldurchschneidungen der Beine mit Labyrinthexstirpationen bei Tauben.

α) Hinterwurzeldurchschneidung eines Beines und einseitige Labyrinthexstirpation.

Es ist nach Trendelenburg gleichgültig, ob das gleichseitige oder gekreuzte Labyrinth in bezug auf das operierte Bein exstirpiert wird. Die Labyrinthexstirpation wurde erst 2—3 Monate nach der Beinoperation vorgenommen, wenn die Tauben wieder auch bei schnellem Gang sicher liefen. Der Effekt war jedesmal durchaus ausgesprochen und blieb ziemlich unverändert.

Tiere, die schon wieder ganz ruhig stehen können, schwanken nach der Labyrinthexstirpation stark hin und her, ohne jedoch zu fallen; sie ziehen es stets vor, auf dem Boden zu hocken. Dabei ist das deafferentierte Bein vorgeschoben, das andere Bein liegt auf dem ganzen Laufknochen und trägt den Körper.

Beim Gehen tritt häufig Seitwärtsstolpern ein, die Schritte sind klein, hastig und unregelmäßig. Die Beine knicken häufig etwas ein, so daß das Tier zur Seite schwankt und einen kleinen Schritt seitwärts machen muß, um nicht umzufallen[2]. Dadurch wird die Gangrichtung unstet. Eine weitere Unsicherheit des Ganges macht sich bei plötzlichem Richtungswechsel der Gangrichtung bemerkbar. Ein Tier Trendelenburgs, das immer eine scharfe Biegung um eine Kiste herum machen mußte, wenn es in seinen Schlupfwinkel gelangen wollte, fiel dabei jedesmal um. Auch beim Überschreiten einer Wasserablaufrinne kommen die Tauben regelmäßig zu Fall. Beim Fressen und Trinken gerät

[1] Benjamins, C. E.: u. E. Huizinga: Pflügers Arch. **220**, 565 (1928).

[2] Die Taube, von der oben berichtet wurde, daß sie nach Hinterwurzeldurchschneidung eines Beines am gesunden Beine hüpfte, konnte dies auch trotz hinzugekommener einseitiger Labyrinthexstirpation. Allerdings war das Hüpfen sehr unregelmäßig, die Taube schwankte sehr stark, speziell zur labyrinthlosen Seite, worauf sie dann den entsprechenden Flügel zur Stütze ausbreitete. Das Tier mußte zur Gleichgewichtserhaltung auch oft seitwärts springen, so daß Zickzackbewegungen zustande kamen.

der Körper in starkes Schwanken, so daß sich die Taube hinlegen muß. Treten die bei Tauben bekannten Kopfverdrehungen auf (J. R. Ewald), dann fällt das Tier zur Seite des exstirpierten Labyrinthes.

β) Hinterwurzeldurchschneidung eines Beines und doppelseitige Labyrinthexstirpation.

Die Wirkungen doppelseitiger Labyrinthexstirpation allein wurden oben geschildert. Kommt eine solche zur Durchschneidung der Hinterwurzeln eines Beines dazu oder umgekehrt — die Reihenfolge der Operationen ist im allgemeinen gleichgültig —, so treten schwere Störungen auf, die sich nur sehr langsam bessern.

Folgt die doppelseitige Labyrinthexstirpation nach, so machen die Tiere einige Stunden nach der Operation mächtige Anstrengungen aufzustehen. Der Körper liegt besonders mit dem hinteren Teile (Schwanze) auf dem Boden, die Flügel werden stürmisch und unregelmäßig geschlagen, die Beine werden hoch gehoben, speziell das operierte, das Tier rollt auch auf die Seite und den Rücken und kann nicht hochkommen. Bald beruhigen sich die Tauben und liegen auf dem gesunden Beine, das andere vorgestreckt haltend, aber sich immer noch wesentlich auf den Schwanz stützend. Nach einigen Tagen hockt das Tier nunmehr allein auf den Beinen, deren ganze Laufknochen dem Boden aufliegen. Allmählich geht das Hocken zum richtigen Stehen über, wobei aber der Körper immer noch gelegentlich stark schwankt. In der dritten Woche etwa kann man Gehversuche provozieren, spontan bleiben sie noch lange aus. Die Schritte sind noch nach Wochen sehr mangelhaft, die Taube fällt nach vorne oder hinten und muß sich mit den Flügeln stützen. Die Besserung dieser schweren Bewegungsstörungen erfolgt nur sehr langsam, der Körper schwankt bei den wenigen regelrechten Schritten immer noch beträchtlich hin und her.

Rascher und wesentlicher erfolgt die Besserung, wenn die einseitige Beinoperation (Hinterwurzeldurchschneidung) der doppelseitigen Labyrinthexstirpation nachfolgt. Ein solches Tier kann 14 Tage nach der letzten Operation schon frei stehen und nach 5 Wochen kann es schon ohne Zuhilfenahme der Flügel gehen. Freilich sind dabei die Schritte sehr unregelmäßig und die Gangrichtung ist sehr unstetig. Der Gesichtssinn hat mit dem Wiedererlangen der Steh- und Gehfähigkeit nichts zu tun. Eine weitere Besserung der Störungen geht jedenfalls sehr langsam vor sich, noch nach Monaten sind keine wesentlichen Änderungen eingetreten.

2. Flügelreflexe bei Vögeln.

Hier ist von charakteristischen Flügelreflexen zu sprechen, die besonders bei Kippbewegungen auftreten. Man möchte sie von vornherein unter die Labyrinthreflexe einreihen. Wenn nun auch ein Einfluß der Labyrinthe mitzuspielen scheint, so stimmen aber doch alle Autoren darin überein, daß diese Reflexe zum Großteile anderer Genese sein müssen.

Teilweise waren diese Reflexe schon Marey[1] bekannt, sie wurden dann später von Trendelenburg[2], Dittler und Garten[3] und Groebbels[4] genauer studiert und analysiert. Wenn man eine Taube (Möwe usw.) mit dem Rücken nach oben an den Füßen hält und nach vorne *kippt*, so wird der Schwanz reflektorisch gehoben und gespreizt, dabei werden die Flügel erhoben (Schwebestellung bei der Möwe), einige Flügelschläge können sich anschließen. Beim Kippen

[1] Marey, E. J.: Le vol des oiseaux. Paris 1890.
[2] Trendelenburg, W.: Arch. f. Physiol. **1906**, 1; Suppl.-Bd. **1906**, 231; **1907**, 499.
[3] Dittler, R. u. S. Garten: Z. Biol. **68**, 499 (1918).
[4] Groebbels, Fr.: Z. Biol. **76**, 83 (1922).

nach hinten wird der Schwanz gesenkt und zusammengelegt, die Flügel werden, wenn genügend rasch gedreht wird, erhoben und können einige Schläge ausführen (Abb. 31). In der neuen Lage gehalten, gehen Schwanz und Flügel in ihre Ruhelage zurück. Bei jeder neuen Drehung treten die Reflexe prompt wieder auf. GROEBBELS nennt diese Reflexe „*Telegraphendrahtreaktionen*", weil man sie an auf Telegraphendrähten sitzenden Schwalben besonders gut und häufig beobachten kann. Die Reflexzeiten der Schwanzreflexe betragen an Tauben (mit Kopfkappe) nach DITTLER und GARTEN 30—40 σ.

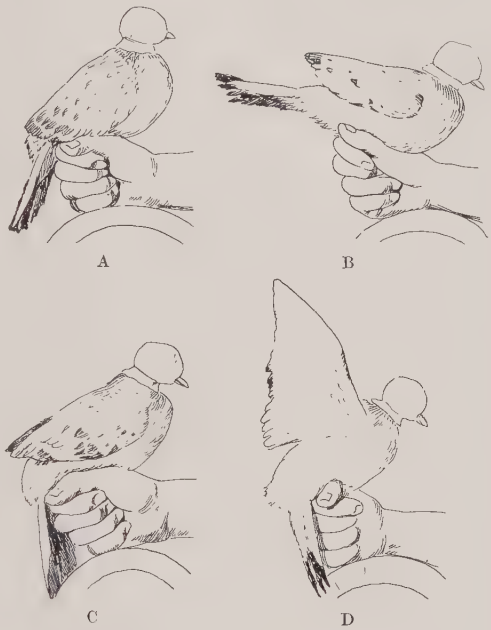


Abb. 31. Reflexe auf Kippbewegungen nach vorne und hinten bei der Taube. A. Normalstellung. B. Kippen nach vorne. C. Kippen nach hinten. D. Sehr starkes Kippen nach hinten.
(Nach DITTLER und GARTEN.)

Wenn man die an den Füßen gehaltene Taube vorsichtig um einen kleinen Winkel um die Längsachse nach rechts kippt, so geht der rechte Flügel nach abwärts, der linke wird kräftig gehoben und der Schwanz auf der rechten Seite kurz gespreizt. Bei stärkeren rascheren Neigungen treten Flügelschläge hinzu (Abb. 32). Reflexzeiten betragen auch hier 30—40 σ (DITTLER und GARTEN). Nach Durchschneidung der zu einem Flügel gehörigen Hinterwurzel macht dieser Flügel noch umfangreichere Reflexbewegungen. Dieselben Reflexe erhält man nach TRENDELENBURG, wenn man das Kippen des Taubenkörpers um die Längsachse so vornimmt, daß man den Kopf der Taube festhält, so daß er an der Bewegung nicht teilnehmen kann. Dadurch wäre eine labyrinthäre Genese ausgeschlossen. Entsprechende Neigungen des Kopfes nach rechts oder links bei festgehaltenem Körper bleiben überdies wirkungslos. Der Gesichtssinn hat bei diesen Reflexen keinen Einfluß, wie die Beobachtungen mit der Kopfkappe lehren.

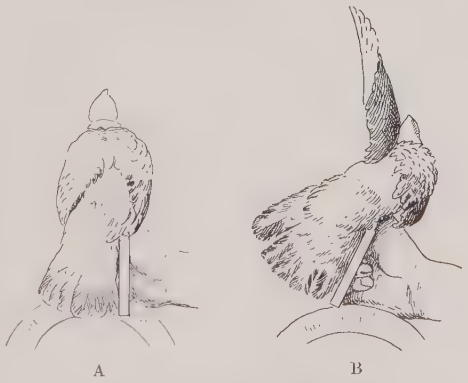


Abb. 32. Reflexe auf seitliche Kippbewegungen bei der Taube. A. Normalstellung. B. Kippen nach rechts.
(Nach DITTLER und GARTEN.)

Man kann alle beschriebenen Reflexe in sehr anschaulicher Weise durch den sog. *Balanceversuch* demonstrieren. Einer Taube wird eine Kopfkappe aufgesetzt, daß sie nicht fortfliegt, und sie wird dann auf einen nicht zu glatten Stab gesetzt. Bei zweckentsprechenden Drehungen und Neigungen kommen dann die verschiedenen Reflexe zum Vorschein und äußern ihre Zweckmäßigkeit dadurch, daß die Taube durch sie ihr Gleichgewicht erhält. Obwohl nun aber die Flügelreflexe nach beiderseitiger Durchschneidung der Hinterwurzeln der Flügel

sehr ausgiebig und (allerdings) ausfahrend vorhanden sind, kann eine solche Taube den Balanceversuch nicht mehr bestehen. Die Schwanzreflexe sind deutlich, die Flügel werden ausgiebig erhoben, aber die balancierenden Flügelschläge bleiben aus, die Taube fällt mit erhobenen Flügeln herunter (Trendelenburg) (Abb. 24). Der Gesichtssinn ist dabei ohne Bedeutung. Nach Ewald u. a. kann auch die labyrinthlose Taube ihr Gleichgewicht beim Balanceversuche nicht mehr erhalten, obwohl solche Tiere, wie Trendelenburg fand, noch alle Arten von Flügelreflexen aufweisen, die allerdings stark an Ausgiebigkeit verloren haben. Nach Ewald spielen sich die Reflexe nach doppelseitiger Labyrinthexstirpation nicht mehr mit der normalen Promptheit ab.

Kleitman und Koppányi[1] konnten auch an Hühnern die genannten Kippreflexe in fast gleicher Weise feststellen; doppelseitige Labyrinthexstirpation brachte sie nicht zum Verschwinden, konnte sie aber unter gewissen Umständen modifizieren. Wenn nämlich beim Kippen nach rückwärts der Kopf infolge der fehlenden Labyrinthstellreflexe durch sein eigenes Gewicht nach hinten geschleudert wurde, schlug der Schwanz plötzlich nach oben, anstatt, wie gewöhn-

Abb. 33. Flügelreflexe (Erhebung der Flügel) beim Senken von Tauben nach Durchschneidung der Hinterwurzeln des rechten Flügels. Der Reflex fällt auf der Operationsseite etwas ausgiebiger aus. (Nach W. Trendelenburg.)

lich, nach unten („paradoxical tilting reaction"). Die Autoren konnten zeigen, daß dies durch einen Halsreflex bewirkt wird, da sie durch gleiche Verbiegung des Halses auch bei normalen Tieren den gleichen Schwanzreflex erzeugen konnten. Auch an den Beinen beschreiben die Autoren Kippreflexe.

Labyrinthärer Genese allein können also die Kippreflexe nicht sein, wenn auch infolge der von Trendelenburg und Groebbels gefundenen merklichen Abschwächung nach doppelseitiger Labyrinthentfernung ein Mitspielen labyrinthärer Einflüsse normalerweise gewiß zu erwarten ist.

Weiter gehören hierher bestimmte *Flügelreflexe bei* und nach *Progressivbewegungen*. Ewald, Trendelenburg und Groebbels fanden, daß eine an den Flügeln gehaltene Taube oder Möve auf entsprechendes Heben und Senken die Flügel hebt und spreizt. Man kann die Taube auch mit der Kopfkappe auf einen Finger (Stab) setzen und so die Bewegungen mit gleichem Erfolge ausführen. Nach Durchschneidung der Hinterwurzeln eines Flügels macht dieser die Reflexbewegung ausgiebiger (Abb. 33); er wird allein etwas gelüftet, während

[1] Kleitman, N. u. Th. Koppányi: Amer. J. Physiol. 78, 110 (1926).

der normale Flügel angelegt bleibt, wenn die Bewegungsexkursion des Tieres entsprechend gering gewählt wird. Nach einseitiger Labyrinthexstirpation bewegt sich der Flügel der operierten Seite schwächer. Nach Durchschneidung der Hinterwurzeln beider Flügel sind die Reflexbewegungen sehr energisch, die Flügel werden so kräftig und so hoch erhoben, daß sie aneinanderklatschen. Ähnliche Reflexe sind zu sehen, wenn man das Tier in Rückenlage nach oben oder unten bewegt. Auch der Schwanz macht bestimmte Reflexbewegungen.

Man kann diese Reflexe schon beim sog. *Fallversuche* beobachten. Die Taube wird mit an den Körper angelegten Flügeln in bestimmter Höhe gehalten und dann fallen gelassen: sie erhebt die Flügel und fliegt davon. Läßt man sie mit dem Rücken nach unten fallen, dann erhebt sie die Flügel, dreht sich mit einigen Flügelschlägen um und fliegt weg. Hat man der Taube beiderseits die Hinterwurzeln der Flügel durchschnitten, dann ist beim Fallversuche die Flügelhebung durchaus, sogar sehr kräftig vorhanden; aber die Flügelschläge bleiben, speziell bei verschlossenen Augen, aus, die Taube fällt zu Boden. Die mit dem Rücken nach abwärts fallen gelassene Taube kann dabei infolge der ausgestreckten Flügel rein passiv durch den Luftwiderstand umgedreht werden (Bethe).

Trendelenburg zeigte, daß diese Reflexe auch vorhanden sind, wenn man bei festgehaltenem Kopfe den Taubenkörper allein hebt und senkt; labyrinthäre Einflüsse können hier nicht in Betracht kommen. Andererseits fand Trendelenburg, daß diese Reflexe gleichfalls, wenn auch stark abgeschwächt, trotz beiderseitiger Labyrinthexstirpation vorhanden sind[1].

Nun verschwinden nach Trendelenburg alle diese Reflexe nach Durchschneidung der zum Lumbalplexus gehörigen hinteren Wurzeln (21—27). Der Autor glaubt daher, daß diese Reflexe vorwiegend im Lendenmark ausgelöst würden. Diese Anschauung wurde durch Befunde Singers[2] an der Lendenmarktaube gestützt, der an solchen Tieren durch Drehungen typische Reflexe an den Beinen und am Schwanze auslösen konnte. Singer kam zu der Anschauung, daß es evtl. Lageveränderungen der Eingeweide seien, welche den Ausgang der Erregung bilden. Trendelenburg durchschnitt deshalb bei einer Taube das Rückenmark in der Mitte des Dorsalmarkes. „Zunächst war eine starke Beeinträchtigung der Flügelreflexe besonders bei Untersuchung mit der Kopfkappe nachweisbar, verschwand aber allmählich wieder.“ Es scheinen also doch wohl auch vor dem Lendenmark gelegene Teile etwa vikariierend eintreten zu können. Clementi[3] hält für wahrscheinlich, daß die Singerschen Schwanzreflexe durch Erregungen der infolge der Trägheit passiv bewegten Schwanzgelenke ausgelöst werden. Ganz ähnlich äußern sich Kleitman und Koppányi über die Kippreflexe: sie seien vielleicht durch Erregung der Proprioceptoren der Muskeln und Gelenke ausgelöst.

Obwohl durch die genannten Untersuchungen einigermaßen Klarheit geschaffen worden ist, erscheint es doch von Nutzen zu sein, darauf hinzuweisen, daß hier offensichtlich ein allgemeines Prinzip zum Ausdruck kommt: daß nämlich wichtige, der Gleichgewichtserhaltung dienende Reflexe — zu denen gehören zweifellos die genannten — mehrfach gesichert sind. Die Beanspruchung nicht eines, sondern mehrerer voneinander unabhängiger Receptoren führt zum gleichen Effekte.

---

[1] Erinnert sei hier, daß nach Benjamins und Huizinga auch die „Landungsreaktion“ der Beine nach doppelseitiger Labyrinthentfernung nicht völlig verschwunden ist.

[2] Singer, J.: Sitzgsber. Wien. Akad. Wissensch., Math.-naturwiss. Kl. 3. Abt. **89**, 167 (1884).

[3] Clementi, A.: Arch. di Fisiol. **8**, 513 (1910).

3. Von den Receptoren der Halsmuskulatur auf Stamm und Extremitäten ausgelöste Reflexe (Halsreflexe).

Magnus, de Kleijn und deren Mitarbeiter wiesen an Säugern (Kaninchen, Katzen, Hunden, Affen usw.) eine Reihe von Reflexen nach, die von den Receptoren der Halsmuskulatur ausgelöst werden, da sie nach Durchschneidung der entsprechenden cervicalen Hinterwurzeln verschwinden.

Bei den Fischen kommen Halsreflexe infolge der starren Verbindung von Kopf und Rumpf nicht in Betracht. Beim Frosch bewies A. de Kleijn[1], daß die typische Extremitätenhaltung einseitig labyrinthektomierter Frösche keine primäre Labyrinthwirkung ist, sondern erst sekundär durch die Schiefhaltung des Kopfes ausgelöst wird. Setzt man den Kopf gerade oder durchschneidet man die cervicalen Hinterwurzeln 2 und 3, so erreicht man sofort eine symmetrische Extremitätenhaltung. Es handelt sich also hier um Halsreflexe. Es ist sehr wahrscheinlich, daß die ganz ähnlichen asymmetrischen Extremitätenstellungen, wie sie von Greene und Laurens[2] am einseitig labyrinthlosen Amblystoma beobachtet wurden, gleichfalls von der Halsmuskulatur ausgelöst werden.

Es läßt sich einstweilen nicht mit Sicherheit entscheiden, inwieweit die typischen Extremitätenstellungen, die an Fröschen und Amblystoma bei bzw. nach passiven Rotationen zu beobachten sind, direkt vom Labyrinth oder erst sekundär reflektorisch von den Halsmuskeln ausgelöst werden. Daß es sich dabei wahrscheinlich um Halsreflexe handelt, zeigt folgende Beobachtung von Greene und Laurens: die asymmetrische Extremitätenstellung verschwindet periodisch während der Rotation immer, wenn der Kopf beim Nystagmus seine Normalstellung erreicht.

Groebbels[3] hat an Tauben auf Erscheinungen aufmerksam gemacht, die — wenigstens zum Teil — auch von den Receptoren des Halses ausgelöst zu werden scheinen. Nach bestimmten einseitigen Eingriffen am Labyrinth entwickelt sich z. B. mit der eigenartigen Halsverdrehung ein zunehmendes Überhängen des Rumpfes zur gleichen Seite, das bis zum Umfallen führen kann. Da man auch am normalen Tier durch analoge passive Drehung des Halses ähnliche Symptome erzeugen kann, sieht Groebbels diese als „Halsstellreflexe" an.

Einwandfreie „tonische" Halsreflexe zeigten Kleitman und Koppányi[4] an Hühnern auf. Legt man ein Huhn auf den Rücken und dreht den Kopf so, daß der Schnabel z. B. nach rechts gerichtet ist, dann wird der rechte Flügel ausgestreckt, seine Federn werden gespreizt, der linke Flügel wird adduziert; gleichzeitig wird das rechte Bein extendiert, dessen Zehen werden gespreizt, das linke Bein mit den Zehen wird gebeugt, der Schwanz ist nach rechts deviiert. Dorsal-Ventralflexion, Wendung des Halses haben keinen Einfluß. Diese Reflexe sind am labyrinthlosen Tiere unverändert erhalten. Die beiden Autoren beschreiben aber auch tonische Reflexe von den Beinen auf Schwanz und Kopf: Hält man ein Huhn (am besten waren hierzu Rassehühner „Sebright Bantams" geeignet) in Normalstellung in der Luft und streckt Beine und Krallen passiv, so daß die Beine parallel zur Längsachse des Körpers liegen und die Fußfläche rückenwärts gerichtet ist, dann wird der Schwanz nach abwärts und der Kopf nach aufwärts gedreht gehalten; werden die Beine passiv gebeugt, so daß die

[1] Kleijn, A. de: Pflügers Arch. **159**, 218 (1914).
[2] Greene, F. W. u. H. Laurens: Amer. J. Physiol. **64**, 120 (1923).
[3] Groebbels, F.: Pflügers Arch. **214**, 721 (1926); **217**, 631 (1927).
[4] Kleitman, N. u. Th. Koppányi: Amer. J. physiol. **78**, 110 (1926).

Dorsalfläche der Krallen den Bauch berührt, dann dreht sich der Kopf nach unten und der Schwanz nach oben. Es ist wahrscheinlich, daß der Kopfreflex erst sekundär durch die Schwanzbewegung erzeugt wird, weil er ausbleibt, wenn der Schwanz festgehalten wird, nicht aber umgekehrt.

Diese Beobachtungen zeigen, daß allem Anscheine nach sehr bunte reflektorische Beziehungen in der Haltung der einzelnen Körperteile untereinander bestehen, in ähnlicher Weise vielleicht, wie man sie heute am Menschen zum Teil schon recht genau kennt. Es dürfte darum nicht berechtigt sein, den sog. Halsreflexen eine besondere Bedeutung einzuräumen, was bisher offenbar deshalb geschehen ist, weil man sie eben fast allein kannte.

Hingewiesen sei hier nur noch kurz auf die sehr interessante Tatsache der „postural apnoe", jene eigenartige Beeinflussung der Atmung und der Herztätigkeit bei Enten, deren Zusammenhang nach den Untersuchungen von Huxley[1], Noël-Paton[2], Koppányi und Kleitman[3] mit bestimmten Haltungen des Halses, evtl. Kopfes nicht mehr zweifelhaft sein kann.

Auf eine äußerst eigenartige Beobachtung von Koppányi und Kleitman, die anscheinend auch unter die Kategorie der halsreflektorischen Beeinflussungen gehört, das merkwürdige Rückwärtslaufen von Hühnern bei hängendem Kopfe, wurde schon oben aufmerksam gemacht.

4. Der Einfluß der Receptoren der Haut auf die Körperstellung und Körperhaltung.

Während labyrinthlose Fische im Wasser in jeder Lage liegen oder schwimmen können, nehmen sie am Boden liegend für gewöhnlich die Bauchlage ein (Loeb[4], Bethe[5]). Es kann kein Zweifel sein, daß in diesem Falle Berührungsreize die Veranlassung zu Stellreflexen geben. Auch labyrinthlose Frösche, Schildkröten, Larven und erwachsene Exemplare von Amblystoma[6], Necturus[7], Schlangen und Eidechsen bleiben meist nicht lange auf dem Rücken liegen, sondern drehen sich in die Normalstellung um. Es ist jedoch nicht außer acht zu lassen, daß bei diesen Stellreflexen der Gesichtssinn eine nicht unwesentliche Bedeutung haben kann. So fanden Greene und Laurens beim Amblystoma, daß bei labyrinthlosen Tieren hinzukommende doppelseitige Augenexstirpation diesen Umdrehreflex fast völlig aufhebt.

Labyrinthlose Tauben drehen sich, auf den Rücken gelegt, noch spontan um, auch wenn man die Augen verschließt (Groebbels). Dieser „Körperstellreflex auf den Körper" nach der Nomenklatur von Magnus hängt wahrscheinlich vom Drucke der Unterlage auf die Receptoren der Haut ab. Bei Hühnern fehlen nach Kleitman und Koppányi solche Reflexe.

In gewissem Sinne hierher gehörig sind auch die sog. „stereotaktischen Reaktionen". Wenn man z. B. nach Maxwell[8] den Schaufelnasenrochen (Rhinobatus productus) auf der linken Kopfseite berührt, so wird der linke Bulbus eingezogen, der seitlich hintere Rand der rechten Brustflosse und die linke Bauchflosse werden gehoben, die beiden Rückenflossen werden nach rechts umgeschlagen. Bei stärkerer Reizung schlägt auch der Schwanz nach rechts, und der seitlich vordere Rand der linken Flosse hebt sich. Im Wasser schwimmend — die Tiere wurden künstlich geatmet auf einem Brett aufgebunden untersucht — würde

[1] Huxley, F. M.: Quart. J. exper. Physiol. **6**, 147, 159, 183 (1913).

[2] Noël-Paton, D.: Quart. J. exper. Physiol. **6**, 197 (1913) — Proc. roy. Soc. Edinburgh **47**, 283 (1927); **48**, 28 (1928).

[3] Koppányi, Th. u. N. Kleitman: Amer. J. Physiol. **82**, 672 (1927) — Proc. Soc. exper. Biol. a. Med. **24**, 582 (1927).

[4] Loeb, J.: Pflügers Arch. **50**, 66 (1891).

[5] Bethe, A.: Pflügers Arch. **76**, 470 (1899).

[6] Greene, F. W. u. H. Laurens: Amer. J. Physiol. **64**, 120 (1923).

[7] Stewart, G. N.: Arch. néerl. Physiol. **7**, 340 (1922).

[8] Maxwell, S. S.: J. gen. Physiol. **4**, 11, 19 (1921) — Labyrinth and equilibrium 1923. S. auch Koehler, O.: Jber. Physiol. **3** I, spez. 447 (1925).

sich das Tier dabei zur gereizten Kopfseite neigen und nach der Gegenseite wegschwimmen. Bei stärkeren Berührungsreizen an verschiedenen Kopfstellen werden sämtliche 4paarigen Flossenränder gehoben, wodurch das Tier abwärts schwimmen würde. Während beim Rhinobatus der Sinn dieser Reflexe von der Stärke der Berührungsreize unabhängig war und nur das Ausmaß der Reflexe durch die Reizstärke beeinflußt wurde, konnte Maxwell bei Mustelus californis feststellen, daß schwache und starke Berührungsreize entgegengesetzte Effekte hervorriefen. Entfernung des Vorderhirns und beider Labyrinthe änderte bei beiden untersuchten Fischarten an den Reflexen nichts. Weitere Details s. Maxwell 1923.

Ozorio de Almeida[1] mit Fialho und Piéron haben bei Fröschen, Schlangen und Eidechsen den Einfluß von Enthäutungen studiert. Wertheimer[2] kam zu ähnlichen Ergebnissen. Totale Enthäutung bringt Frösche — besonders geeignet ist der große südamerikanische Leptodactylus ocelatus, weil er den Eingriff stundenlang überlebt — zu völliger Bewegungslosigkeit und Schlaffheit. Auf den Rücken gelegt zeigen die enthäuteten Tiere keine Tendenz zum Umdrehen. Bei Enthäutung bloß der vorderen oder hinteren Hälfte bleibt die Lebhaftigkeit fast normal bestehen. Sonst findet man nach Entfernung genügend großer Hautbezirke in der Regel konstante Koordinationsstörungen. Das Springen ist unsicher, die Tiere fallen leicht. Abnorme Stellungen der enthäuteten Extremitäten sind zu sehen, die Pfoten werden auf den Fußrücken aufgesetzt, bleiben ohne Korrektionstendenz unter dem Tiere liegen usw. Eine Eidechse biß sogar in eine ihrer enthäuteten Pfoten wie in einen Fremdkörper. Bei einem großen Exemplare der Schlange Herpetodryas sexcarinatus (1,50 m) blieb der enthäutete Hinterteil schlaff, nahm abnorme Stellungen ein und folgte den Bewegungen des Vorderteiles nicht mehr oder nur sehr mangelhaft. Die Giftschlange Lachesis lanceolatus hält ihren Hinterteil normalerweise eingeringelt, wobei der Schwanz frequente pendelnde Bewegungen ausführt, während der Vorderteil durch schnellende Bewegungen Angriffe macht. Nach Enthäutung des Hinterteiles hatte dieser die Fähigkeit, sich einzuringeln, verloren, der Schwanz blieb ruhig. Enthäutung des Vorderteiles dagegen beraubte die Schlange ihrer Fähigkeit, schnellende Attacken vorzunehmen.

An dieser Stelle ist schließlich die Funktion der *Seitenorgane* der Fische und Amphibien kurz zu erörtern. Man spricht ihnen wohl heute allgemein eine mechanische Reizbarkeit zu. Damit hängt das Problem des Rheotropismus zusammen. Nach den bisherigen Untersuchungen spielen dabei mehrere Faktoren eine wichtige Rolle, die eng miteinander zusammenwirken.

E. Rheotaxis und Rheotropismus bei Fischen und Amphibien.

Die *Seitenorgane* bestehen aus einer Anzahl von freien oder eingesenkten Sinneshügeln der Epidermis, die vom Ramus lateralis vagi, vom Facialis, vom Glossopharyngeus und bei Teleostiern wahrscheinlich auch vom Trigeminus versorgt werden. Die Sinneshügel liegen bei Fischen in der sog. Seiten- oder Rumpflinie, die sich vom Rumpf bis zum Schwanze hinzieht, auch auf den Kopf übertritt und sich dort in drei Kopflinien spaltet. Neben diesen linearen Seitenorganen gibt es noch zerstreute, die sog. *Grubenorgane* oder *Spaltpapillen* der Ganoiden, Teleostier und einiger Selachier, die unter der Haut liegenden *Ampullen* der Selachier und die *Savischen Bläschen* von Torpedo (nach L. Plate) (Abb. 34). Die Amphibien besitzen Seitenorgane, solange sie als Larven oder erwachsene Tiere im Wasser leben. Bei den erwachsenen Landtieren sind sie meist nur noch in verkümmerter Form erhalten.

Man glaubte lange, daß die Seitenorgane zur Schlüpfrigmachung der Fischhaut dienen, weil die Kanäle mit Schleim gefüllt sind. F. E. Schulze[3] hielt sie dann, als Leydig die zahlreichen Sinnesknospen entdeckt hatte, für Sinnesorgane zur Empfindung von Wasserströmungen, Lee[4] sah sie als Gleichgewichtsorgane an. Parker[5] und Tullberg[6] zeigten, daß nach Durchschneidung der Lateralnerven bei Karauschen und beim Fundulus keine Orientierungsstörungen auftraten. Hofer[7] hielt eine Beteiligung der Seitenlinien bei der sog. rheotaktischen Einstellung der Fische für wahrscheinlich. Er konnte nachweisen, daß Fische (speziell Hechte) einen feinen Wasserstrahl, der gegen den Körper gespritzt wird,

[1] Ozorio de Almeida, M.: C. r. Soc. Biol. Paris **91**, 878 (1924). — Ozorio de Almeida, M. u. Br. de A. Fialho: Ebenda **91**, 880 (1924). Ozorio de Almeida, M. u. H. Piéron: Ebenda **90**, 420, 422, 478, 1402 (1924) Pflügers Arch. **207**, 691 (1925).

[2] Wertheimer, E.: Pflügers Arch. **205**, 634 (1924).

[3] Schulze, F. E.: Arch. mikrosk. Anat. **6**, 64 (1870).

[4] Lee, F. S.: Amer. J. Physiol. **1**, 122 (1898).

[5] Parker, G. H.: Bull. Bureau Fisheries **24**, 183 (1904); **29**, 45 (1910) — Amer. Natural. **38**, 496 (1904) Science, New Ser. **21**, 265 (1905).

[6] Tullberg, F.: Sv. vet. akad. Handlingar. **28** (1903).

[7] Hofer, B.: Ber. bayr. biol. Versuchsanstalt München **1**, 115 (1907).

ohne sie aus dem Gleichgewicht zu bringen, durch Einnahme bestimmter Reaktionsstellungen beantworten. Es scheint darum die *Rheotaxis* (*Rheotropismus*) mit den Seitenorganen in gewissem Zusammenhange zu stehen[1].

Loeb[2] und seine Schule, Lyon[3] und Garrey[4] sind der Meinung, daß das Am-Ort-Schwimmen mit dem Kopfe gegen die Strömungsrichtung rein optokinetisch bedingt ist. Nicht die Strömung des Wassers sei der Reiz, sondern die Verschiebung des Netzhautbildes, die eintritt, wenn der Fisch durch die Strömung abgetrieben wird. Taktile Reize würden nur bei Bodenberührung in Betracht kommen, muskuläre könnten bei starken, ungleichmäßigen Wasserströmungen eine Rolle spielen. Lyon fand denn auch, daß bei blinden Fischen, wenn sie den Boden nicht berühren, die Erscheinung fehlt. Die Untersuchungen wurden

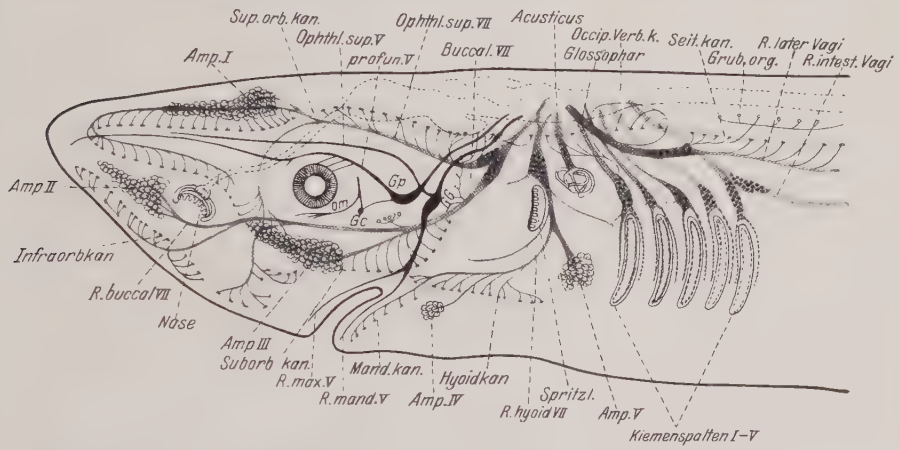


Abb. 34. Seitenorgane von Laemargus. *Amp.* = Ampullen, *VII* = Facialis, *V* = Trigeminus, *Occip. Verb. K.* = occipitaler Verbindungskanal, *G. G.* = Ganglion Gasseri *V*, *G. p.* = Ganglion des Ophthalmicus profundus, *G. c.* = Ganglion ciliare, *Om* = Oculomotorius. (Nach Ewart-Plate.)

vornehmlich am Barsch, Speigatt und Stichling gemacht. Ein anderes Experiment bestand darin, daß man Fische in eine Flasche einschloß und diese im fließenden Wasser festhielt; die Fische schwammen ohne bestimmte Orientierung durcheinander. Ließ man aber die Flasche im Flusse abwärts treiben, dann stellten sich alle Insassen mit dem Kopfe gegen die Strömungsrichtung und sammelten sich am oberen Ende der Flasche. Andere Versuche führten Lyon und Garrey im Laboratorium aus. Wenn man längs eines durchsichtigen geeigneten Fischbehälters Papierstreifen mit zur Bewegungsrichtung senkrechten schwarzen Strichen vorbeiführte, dann schwammen die Fische der Bewegungsrichtung entgegen mit derselben Schnelligkeit, mit welcher das Papier bewegt wurde. Das Abtreiben im fließenden Wasser würde durch die Verschiebung der Ufer und des Bodens Ähnliches bewirken. Garrey konnte durch solche Vorrichtungen seine Stichlinge sogar dazu bringen, mit dem fließenden Wasser zu schwimmen. Es würde also nach den genannten Autoren eine echte „Rheotaxis" im eigentlichen Sinne des Wortes, d. h. Orientierung gegen die Strömung durch die Strömung nicht geben, sondern nur eine „Scheinrheotaxis" auf Grund optokinetischer Einflüsse.

---

[1] S. auch Herter, K.: Vergleichende Physiologie der Tangoreceptoren bei Tieren. Dieses Handb. **11** I, 68—83 (1926).

[2] Loeb, J.: Die Tropismen in Wintersteins Handb. **4**, 451.

[3] Lyon, E. P.: Amer. J. Physiol. **12**, 149 (1904); **24**, 244 (1909) — Biolog. Bull. **8**, 238 (1905).

[4] Garrey, W. E.: Biolog. Bull. **8**, 79 (1904/05).

Steinmann[1] stellte dagegen fest, daß optokinetische Reize allein für die charakteristische Einstellung des Fisches nicht verantwortlich gemacht werden können, denn erstens setzt das Zustandekommen solcher eine Verschwemmung des Fisches durch den Wasserstrom voraus; weiter wäre dadurch das für die Brutpflege vieler Fische so wichtige Aufwärtswandern in den Flüssen nicht zu verstehen. Auch taktile Reize durch Berührung des Bodens im Sinne Lyons können allein nicht bestimmend sein. Es müsse auch der *Strömungsdruck des Wassers* eine Rolle spielen. Wenn auch der Fisch als ein sehr idealer Stromlinienkörper zu bezeichnen ist, so muß er doch vom Wasser ständig beeinflußt werden. Kein Fluß hat ideal parallele Stromlinien, der Fisch bewegt sich mit wechselnder Geschwindigkeit bald in mehr ruhigen und bald in mehr bewegteren Wasserschichten; schließlich muß sich ein Totwasserbereich ausbilden, wenn sich der Fisch seitlich zur Stromrichtung einstellt.

Steinmann stellte fest, daß *optokinetische Einflüsse* beim Schwimmen gegen die Stromrichtung eine Rolle spielen *können*. Wurde in der Nähe eines Aquariums eine Trommel mit senkrechten schwarzen Streifen gedreht, so kümmerten sich Elritzen, Bitterlinge und Gobio fluviatilis darum nicht. Wurde aber um das Aquarium ein Band mit lotrechten schwarzen Streifen herumgeführt, so schwamm eine Elritze mit den Streifen herum, Rhodeus bisweilen, Gobio nicht. In der Meinung, die gegenläufige Bewegung der Streifen auf beiden Seiten des Aquariums könnte stören, wurde das Aquarium durch eine undurchsichtige Zwischenwand in der Mitte getrennt und der Versuch wiederholt. Das Resultat war gleich unsicher. Schließlich wurde das Band um das Aquarium und auch um die Trommel, die gleichfalls Streifen hatte, geführt. Bei der Bewegung liefen dann an der einen Seite der Trommel die Streifen auseinander, an der anderen Seite zusammen; Gobio blieb unbeeinflußt, Bitterlinge stellten sich manchmal und Elritzen wiederholt tänzelnd zu den zusammenlaufenden Streifen.

Steinmann versuchte andererseits in Wiederholung der Versuche Hofers den direkten *Einfluß von Wasserströmungen auf die Seitenorgane* festzustellen. Bei einem großen Exemplare Cottus gobio wurde ein feiner Wasserstrahl mit größerem Drucke entlang der Seitenlinie einer Flanke gespritzt. Das Tier antwortete regelmäßig mit einer Einkrümmung des Schwanzes zur gereizten Seite, ähnlich wie Hofers Hechte. Bei der Barbe (Barbus) war der Versuch weniger regelmäßig; manchmal krümmte sich der Fisch energisch zur angespritzten Seite und wandte sogar den Kopf dorthin. Ähnlich reagierte Acerina cornua, die auch die Rückenflosse etwas gegen die gereizte Seite neigte. Gobio fluviatilis spreizte die Rückenflosse und die Schwanzflosse, ohne den Schwanz zu drehen. Der Kaulbarsch stellte sich in der Regel mit dem Kopf gegen die Strömung ein. Bei Fortdauer der Bespritzung verließen manche Tiere (Hecht, Acerina usw.) ihren Standort.

Schwieriger zu beurteilen sind die Experimente mit der Apparatur von Dewitz[2], weil dabei der Strömungsdruck und eine labyrinthäre Wirkung infolge passiver Verschwemmung durch das bewegte Wasser in Betracht kommen. Die Apparatur besteht aus zwei Zylindergläsern, von denen das kleinere im größeren steht; der ringförmige Zwischenraum für die Fische wird mit Wasser gefüllt und ein schräg gegen die Wand gerichteter Wasserstrom bewirkt eine Wasserzirkulation von bestimmter Richtung und Geschwindigkeit. Alle eingesetzten Fische (Rhodus amarus, Phoxinus laevis, Gobio fluviatilis, Acerina cornua, Gasterosteus aculeatus nach Steinmann, Karauschen, Karpfen und Gobio niger nach Tullberg) schwammen gegen den Strom. Wurden sie infolge Ermüdung abgeschwemmt, so begannen sie nach einiger Zeit wieder gegen den Strom zu schwimmen. Es war dabei ganz gleichgültig, ob das Gefäß mit einem Band von senkrechten Streifen umgeben war, ganz mit weißem Papier umhüllt war oder im Dunkeln stand. Es änderte sich auch nichts, wenn die Hornhäute der Augen mit undurchsichtigem Lack überstrichen waren. Ließ man um das Gefäß herum ein Band mit lotrechten schwarzen Streifen in der Richtung und mit der Geschwindigkeit des Wasserstromes rotieren, so schwammen die Fische nichtsdestoweniger gegen den Strom. Cocainisierung einer Seitenlinie änderte bei einer Groppe nichts; hingegen wurde eine Barbe, die vorher immer gegen den Strom geschwommen war, nach Cocainisierung der Seitenlinien vom Strome immer wieder abgetrieben. Tullberg berichtet, daß bei seinen Fischen die Einstellung gegen den Strom verschwand, wenn den Tieren beiderseits die horizontalen Bogengänge oder alle Kanäle durchschnitten worden waren. Auch eine Barbe Steinmanns, der beiderseits Cocain ins Labyrinth gespritzt worden war, zeigte keine rheotaktische Einstellung mehr.

---

[1] Steinmann, P.: Verh. naturforsch. Ges. Basel **24**, 136 (1913); **25**, 212 (1914) und Verh. dtsch. zool. Ges. **1914**, 278.

[2] Dewitz, J.: Arch. f. Physiol. Suppl.-Bd. **1899**, 231.

STEINMANN versuchte die labyrinthären Einflüsse mit einer Dreheinrichtung (Wasserschale auf Drehscheibe), wie sie schon von KREIDL[1] und anderen verwendet worden war, direkt festzustellen. Gleichgültig, ob langsam gedreht wurde, daß das Wasser fast stillstand oder schnell, daß sich das Wasser schließlich mitdrehte, schwammen die Groppen (Bodenfische) und ähnlich Barben entgegen der Drehrichtung, was schon KREIDL bei Petromyzon und Scyllium canicula festgestellt hatte. Drehung in einem undurchsichtigen Kasten oder im Dunklen änderte nichts. Bei Rechtsdrehung (im Uhrzeigersinne) zeigten die Fische den Schwanzteil stark nach links ausgebogen, die Rückenflossen nach links umgeschlagen und die Schwanzflosse nach rechts gedreht (s. Abb. 15). Wurde nach einer sehr raschen Drehung angehalten, dann blieb die Groppe gegen das weiterrotierende Wasser ankämpfend stehen oder schwamm sogar entgegen weiter. Larven von Rana fusca und Triton zeigten ganz ähnliche Erscheinungen bei den Drehversuchen. Nach doppelseitiger Cocainisierung der Labyrinthe wurde eine Groppe mit dem Kopfe voran von der Wasserströmung mitgenommen, sie zeigte keine Spur einer Drehreaktion.

So könnte man schließlich unter besonderer Berücksichtigung der Experimente STEINMANNS zu folgender Anschauung über die rheotaktische Einstellung der Fische und Amphibienlarven kommen. Wenn ein gestreckter Fischkörper einen Winkel zur Strömungsrichtung des Wassers einnimmt, so wirkt auf ihn ein Drehmoment, das von der Lage des Schwerpunktes zum Druckmittelpunkte (dem Orte, wo man sich die Resultante der auf den Fischkörper wirkenden Druckkräfte angreifen denkt) abhängt (Abb. 35). Liegt der Druckmittelpunkt proximalwärts vom Schwerpunkte, dann würde das vorhandene Drehmoment dahin wirken, daß der Fischkörper mit dem Kopfe in die Richtung des Wasserstromes eingestellt wird. Das scheint bei vielen Fischen bei gestrecktem Körper der Fall zu sein; wenigstens konnte STEINMANN an toten Groppen und Barben feststellen, daß sie im Wasser frei flottierend mit dem Kopfe flußabwärts gedreht wurden. Durch diese passive Drehung kommt es, wenn sie rasch genug ist, zu einer Labyrinthreizung, welche Reflexe zur Folge hat: Der Schwanzteil wird mit der Schwanzflosse stark zur Gegenseite ausgebogen, und die Rückenflossen werden gleichfalls dorthin umgeschlagen. Bewirkt der Schwanzschlag schon allein eine Gleichrichtung mit dem Kopfe gegen den Strom, so wird weiterhin auch der Fischkörper nunmehr durch die Strömung selbst im gleichen Sinne gerichtet, weil in der neuen Stellung eine Verlagerung des Druckmittelpunktes gegen den Schwanz hinter den Schwerpunkt eintreten muß. Bei schwimmenden Fischen wäre der Erfolg der passiven Drehung nicht in der Einnahme charakteristischer Reflexstellungen zu suchen, hier würden sich vielmehr die Schwanzschläge, die beim Schwimmen die Hauptrolle spielen, nach der Gegenseite reflektorisch verstärken und so die Gleichrichtung bewirken. Es wäre sonach die rheotaktische Einstellung vornehmlich durch Labyrinthwirkungen garantiert.

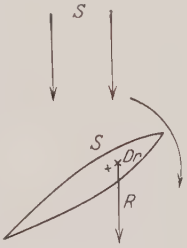


Abb. 35. Mechanismus der passiven Einstellung eines Fischkörpers im Strome. Der Fischkörper wird von zahlreichen parallelen Druckkräften *S* getroffen, deren Angriffspunkt man sich im Druckmittelpunkte *Dr* als Druckkraftresultierende *R* vereinigt denken kann. Liegt nun der Druckmittelpunkt z. B. vor dem Schwerpunkte *S*, dann existiert solange ein Drehmoment (in unserem Falle im Uhrzeigersinne), bis der Druckmittelpunkt und Schwerpunkt auf einer Geraden parallel zur Strömungsrichtung liegen. In unserem Falle wird der Fischkörper mit dem Kopfe stromabwärts gedreht. (Zum Teil modifiziert nach P. STEINMANN.)

STEINMANN bemerkt aber richtig, daß die *Einstellung* eines Tieres *in eine bestimmte Richtung* gewöhnlich *der Kontrolle mehrerer Sinnesorgane unterliegt*[2]. So meint er auch den Seitenorganen einen Einfluß zusprechen zu können, der die Labyrinthwirkung unterstützt und etwa in folgendem zu suchen wäre (siehe

[1] KREIDL, A.: Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl., Abt. III, **101**, 469 (1892).

[2] Vgl. dazu FR. SCHIEMENZ [Z. vergl. Physiol. **6**, 731 (1927)], der in mancher Beziehung von STEINMANN abweicht.

Abb. 36). In der Anfangsstellung *A* stehe der Fisch schief zur Strömung, wobei die Seitenorgane eine asymmetrische Beeinflussung erfahren, die linke Flanke wird stärker gereizt, weil die rechte im Totwasserbereiche liegt. Es erfolgt daher eine Schwanzdrehung nach links (*B*), die zur Gleichrichtung (*C*) führt; infolge Überdauerns der Schwanzdrehung (*C*) käme es zur Schiefstellung des Fischkörpers zur anderen Seite (*DE*), welche ihrerseits wieder umgekehrte Schwanzdrehung (*FG*) und Gleichrichtung zur Folge hätte usf.

Abb. 36. Schematische Darstellung der rheotaktischen Einstellung eines Fisches in die Strömungsrichtung. A. Anfangsstellung; der Fisch „steht" schief zur Strömung; seine linke Flanke wird stärker gereizt als die rechte; infolgedessen erfolgt reflektorisch eine Drehung des Schwanzteiles nach links (B). Diese Stellung bedingt eine Drehung im Sinne der Pfeile; bei C sind beide Flanken gleich stark gereizt, doch erfolgt eine weitere Drehung, da die reflektorische Schwanzstellung noch beibehalten ist, bis bei D die rechte Flanke stärker gereizt wird und daher der Schwanzteil bei E axial eingestellt, schließlich bei F gar nach rechts gedreht wird. Nun beginnt dasselbe Manöver wie bei B nur in umgekehrter Richtung. (Nach P. Steinmann.)

F. Die Schwimmblase als Sinnesorgan.

Schwimmblasen kommen nur bei den Teleostiern vor, aber auch da nicht durchwegs. Unter den Schwimmblasen besitzenden Fischen unterscheidet man Physoclysten, bei welchen die Fischblase ein in sich geschlossenes System darstellt — sie überwiegen weitaus — und Physostomen, bei welchen die Schwimmblase durch einen Luftgang (Ductus pneumaticus) in der Regel mit dem Oesophagus, manchmal aber auch mit dem unteren Darmabschnitte (z. B. Syngnathus) verbunden ist. Deineka[1] wies in den Wänden der Schwimmblase sehr reichhaltige Nervenendigungen nach. Von dem sehr interessanten Probleme der Gase der Schwimmblase und deren Bedeutung für die Atmung soll hier nicht die Rede sein[2].

Lange Zeit hindurch betrachtete man die Fischblase im Sinne Borellis[3] (de motu animalium) als eine physikalische Einrichtung, welche auf- und absteigende Bewegungen der Fische dadurch bewirken sollte, daß durch Kompression bzw. Ausdehnung derselben infolge Muskeltätigkeit das Volumen bzw. das spezifische Gewicht geändert wird. Von anderen Autoren wiederum (E. H. Weber, Joh. Müller usw.) wurde die Schwimmblase infolge ihrer Verbindung zum Labyrinth in Beziehung zur Gehörfunktion gebracht.

Nach Moreaus[4] Auffassungen ist die Aufgabe der Schwimmblase darin zu erblicken, daß sie durch Verminderung des Körpergewichtes den Fischen ermöglicht, sich auf einer bestimmten Wasserhöhe mit möglichst geringem Kräfteaufwand zu erhalten. Dieser „plan des moindres efforts" kann gewechselt werden, nur muß der Höhenwechsel langsam genug vor sich gehen, damit die Schwimmblase einen dem neuen Wasserdruck entsprechenden Füllungszustand erreichen kann. Baglioni[5] schloß sich im Wesen dieser Auffassung von der „hydrostatischen" Funktion der Schwimmblase an, kam jedoch auf Grund seiner ausführlichen Experimente zu der Anschauung, daß diese Lehre zum Teil als

[1] Deineka: Z. Zool. **78**, 149 (1905).

[2] S. darüber H. Winterstein in Wintersteins Handb. d. vergleich. Physiol. **1** II, spez. S. 161—182.

[3] Vgl. Borelli, J. A.: Die Bewegung der Tiere. Übers. von M. Mengeringhausen. Ostwalds Klassiker Nr. 221. Leipzig: Akad. Verlagsges. 1927.

[4] Moreau, A.: Ann. des Sci. natur. Ser. 6, **4**, 85 (1876).

[5] Baglioni, O.: Z. allg. Physiol. **8**, 1 (1908).

ungenügend zu bezeichnen ist. Er konnte zeigen, daß die Schwimmblase auch als Sinnesorgan bzw. Reflexorgan arbeitet. Einzelne Autoren, wie z. B. Popta[1], Remotti[2] u. a. haben seine Experimente wiederholt und bestätigt.

Baglioni konnte zunächst feststellen, daß alle Fischarten mit Schwimmblase *nektonische Fische* sind, welche im Gegensatze zu den *benthonischen* Arten im freien Wasser schwebend leben. Bei den Pleuronectiden, die nur im Jugendstadium ein pelagisches Leben führen, ist die Schwimmblase nur im Jugendstadium vorhanden und obliteriert später.

Setzte Baglioni *Physoclysten* (Labrus, Serranus) einem *Unterdrucke* aus, indem er mit einer Wasserstrahlluftpumpe Luft aus der geschlossenen Flasche, in der sich die Fische befanden, auspumpte, so hielten die Fische den Kopf nach unten, den Schwanz nach oben gerichtet und führten heftige koordinierte Schwimmbewegungen aus; dies offenbar, um in tiefere Wasserschichten höheren Druckes zu kommen und dadurch die Folgen der Ausdehnung der Schwimmblase zu beseitigen. Hippocampus kam dabei mit dem Hinterende des Körpers nach oben zu stehen oder lag wagrecht, weil infolge der Eigentümlichkeit der geteilten Schwimmblase durch die Druckverminderung vornehmlich der dünnere Schwanzteil ausgedehnt wird. Diese Tierchen behalten sonst immer, auch nach Labyrinthexstirpation, mechanisch (A. Fröhlich[3]) ihre Normalstellung. Scorpaena (schwimmblasenlos!) blieb trotz der Druckverminderung ruhig am Boden, ebenso Syngnathus (Physostom), bei welchem man aus dem After Gasblasen entweichen sah. Man kann diesem Versuch ein natürliches Experiment zur Seite stellen. Bringt man einen Tiefseefisch, z. B. Serranus cabrila, an die Oberfläche, so sind sein Bauch und seine Flanke infolge der aufgeblähten Schwimmblase stark vorgewölbt. Im Aquarium schwimmt er zunächst wie halb gelähmt am Rücken, mit einem Teile des Bauches aus dem Wasser herausragend. Bald aber dreht er sich um und schwimmt blitzschnell koordiniert gerade nach unten bis auf den Boden des Behälters. Diese Schwimmbewegungen wiederholen sich immer wieder, unterbrochen durch Pausen, in welchen der Fisch, wie oben beschrieben, offenbar ermüdet, an der Oberfläche liegt. Nach ca. 24 Stunden schwimmt der Fisch ganz normal am Boden; es ist insofern eine Anpassung eingetreten, als sich die Schwimmblase offenbar durch die Gasrückresorption den neuen Druckverhältnissen angeglichen hat.

Daß an dem beschriebenen Verhalten bei Druckverminderung tatsächlich die Ausdehnung der Schwimmblase schuld ist, konnten Baglioni und später Remotti auch auf folgende Weise zeigen. Baglioni injizierte einem Balistes capriscus in die Schwimmblase 10 cm^3 Sauerstoff; der Fisch lag an der Oberfläche des Wassers mit der Flanke herausragend und machte forcierte Schwimmbewegungen nach unten. Er wurde durch die ausgedehnte Schwimmblase immer wieder nach oben getrieben. Nach ca. 24 Stunden verhielt sich der Fisch ganz normal (Rückresorption des O_2). Ähnlichen Erfolg gab Injektion von Luft, nur war noch nach 3 Tagen keine Restitutio ad integrum zu beobachten. Remotti füllte die Schwimmblase seiner Fische (Serranus, Balistes) mit Meerwasser oder Paraffinöl unter Überdruck und bestätigte dabei Baglionis Erfahrungen[4].

Das Gegenexperiment besteht in einer *Druckerhöhung* in dem Gefäße, in welchem die Fische schwimmen. Die Fische (Physoklysten) beantworteten die Erhöhung des Außendruckes prompt mit einer Schiefstellung des Körpers mit dem Kopfe nach oben und wiederholten raschen Schwimmbewegungen nach der Oberfläche des Wassers[5]. Ein Apogon rex mullorum, der, aus 20 m Wassertiefe an die Oberfläche gebracht, infolge der Druckverminderung das oben beschriebene Verhalten aufwies, schwamm wieder ganz normal, wenn im Wasserbehälter ein Druck von 2 Atmosphären geschaffen wurde. Daß auch hierbei die Schwimmblase das Reflexorgan ist, zeigte Baglioni dadurch, daß er durch Absaugen von Gas aus der Schwimmblase (Remotti durch geringe Wasserfüllung nach vorausgegangener Entleerung) die gleichen Symptome wie bei Erhöhung des Außendruckes erhielt[6]. Auch da erfolgte nach ca. 24 Stunden Wiederherstellung.

---

[1] Popta, C. M. L.: Ann. des Sci. natur. (9) Zool. **12**, 1 (1910).

[2] Remotti, E.: Riv. Biol. **6**, 343 (1924).

[3] Fröhlich, A.: Pflügers Arch. **106**, 84 (1905).

[4] Füllt man die Schwimmblase in normaler Ausdehnung mit Meerwasser oder Paraffinöl, so kommen die Fische bald wieder ins Gleichgewicht (Remotti).

[5] Fische ohne Schwimmblase zeigen auch da keine Reaktion!

[6] An Physostomen (Rotaugen und Goldfischen) wurden zahlreiche ähnliche Experimente mit Absaugen von Gas aus der Schwimmblase von H. M. Evans und G. C. C. Damant [Brit. J. exper. Biol. **6**, 42 (1928)] gemacht. So behandelte Fische konnten in 2 Stunden ihr Gleichgewicht wieder erlangen, wenn ihnen die Möglichkeit zum Luftschlucken und damit zur raschen Schwimmblasenfüllung gegeben wurde.

Schließlich unternahm Baglioni noch Versuche einer künstlichen Vermehrung oder Verminderung des spezifischen Gewichtes bei Serranus, Labrus, Balistes capriscus, die darin — ähnlich den Experimenten Moreaus — bestanden, daß den Tieren entweder ein Bleigewicht oder eine Korkplatte angebunden wurde. Ein mit Blei belasteter Balistes reagierte mit meist schräg nach aufwärts gerichteten Schwimmbewegungen, kam aber infolge der Schwere des Gewichtes immer wieder auf den Boden, wo er bei aufliegendem Gewichte in einer vertikalen oder auch abnorm schrägen Ruhestellung verharrte. Wenn etwa einen Tag später das Gewicht abgenommen wurde und der Fisch wieder ins Wasser gesetzt worden war, dann zeigte er wiederholte, heftige, nach unten gerichtete Schwimmbewegungen, wurde aber infolge der Ausdehnung der Schwimmblase immer wieder passiv an die Oberfläche getrieben; er war nicht imstande, in seiner normalen Ruhelage zu verbleiben. Wieder nach 24 Stunden waren alle diese Erscheinungen verschwunden, die Schwimmblase war in ihren Normalzustand zurückgekehrt. Die umgekehrten Effekte wurden durch Anbinden einer Korkplatte erzielt.

Man kann also auf Grund der berichteten Untersuchungen zu folgender Auffassung über die Funktion der Schwimmblase kommen. Die Schwimmblase hängt mit der nektonischen Lebensweise der Knochenfische zusammen (Baglioni[1]) und hat im Sinne Moreaus eine hydrostatische Funktion, indem sie durch Verminderung des spezifischen Gewichtes dem Fische die Möglichkeit gibt, sich in einer bestimmten Wasserhöhe mit möglichst geringem Kräfteaufwand zu halten und zu schwimmen (Baglioni, auch Hall[2] und Greene[3]). Das hindert aber nicht, daß die Fische auch vertikale Schwimmbewegungen im Wasser ausführen können, wenn durch äußere Reize dazu Veranlassung gegeben wird. Verschwinden diese, dann erfolgt, veranlaßt durch die Spannungsänderungen in der Schwimmblase, eine reflektorische Abwärts- bzw. Aufwärtsbewegung des Fisches, welche ihn wieder in seine normale Wassertiefe zurückführt (Baglioni, früher in ähnlicher Weise schon von Bergmann[4] ausgesprochen). Diese Reflexbewegungen sollen über das Labyrinth zustande kommen, dem infolge seiner eigenartigen Verbindung mit der Schwimmblase die entsprechenden Reize durch Spannungsänderungen der Schwimmblasenwand übermittelt werden sollen (Baglioni, Remotti). Hartridge[5] meint geradezu, daß die Schwimmblase infolge der Verbindung mit dem Ohre vielleicht ein Apparat zur Empfindung der Wassertiefe sei; auch das Trommelfell könne, ähnlich wie die Membran eines abgeschossenen Torpedos, zur Aufnahme von hydrostatischen Druckschwankungen dienen. Fische können sich aber auch durch Gassekretion bzw. Rückresorption langsam an eine neue Wassertiefe anpassen, wenn sie dort zunächst aus irgendwelchen Gründen (Dauerreize) festgehalten werden (Baglioni).

Im Zusammenhange mit anderen Fragestellungen berichtet v. Ledebour[6] über interessante Beziehungen zwischen Schwimmblasenfüllung und Schwimmfähigkeit bei Fischembryonen. Gibt man eben ausgeschlüpften Physostomen (Salmo fario, Cyprinus carpio) nicht die zur Schwimmblasenfüllung nötige Möglichkeit, Luft zu schnappen, so können sie auch noch wochenlang nach dem Ausschlüpfen nicht richtig schwimmen. Sie können sich nur mühsam, schlängelnd vom Boden erheben und sinken alsbald wieder. Die Kontrolltiere mit lufthaltiger Schwimmblase schwimmen zur gleichen Zeit schon richtig und können im Wasser stehen. Für Physoklisten (Gasterosteus aculeatus, Girardinus guppii) gilt nach v. Ledebour dasselbe; dieselben bedürfen zur erstmaligen Füllung der Schwimm-

---

[1] Der Zusammenhang zwischen Fehlen der Schwimmblase der Fische und dem (benthonischen) Grundleben derselben war schon von F. W. Bridge und A. C. Haddon [Proc. roy. Soc. Lond. **46**, 309 (1889)] erkannt worden.

[2] Hall, F. G.: Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Wood's Hole **47**, 79 (1924).

[3] Greene, Ch. W.: Amer. J. Physiol. **70**, 496 (1924).

[4] Bergmann, C. u. R. Leuckart: Anatomisch-physiologische Übersicht des Tierreiches. Stuttgart 1885.

[5] Hartridge, H.: J. of Physiol. **54**, 244 (1920).

[6] Ledebour, J. v.: Z. vergl. Physiol. **8**, 445 (1928).

blase gleich nach dem Ausschlüpfen auch des Luftschnappens, was ein Vorhandensein bzw. die Durchgängigkeit eines Ductus pneumaticus zu dieser Zeit voraussetzt.

3. Die Rolle des Zentralnervensystems bei der Körperstellung und Körperhaltung.

A. Das Verhalten von Rückenmarktieren.

Amphioxus, der noch keine häutige Labyrinthanlage hat, bewegt sich in jeder Lage (POLIMANTI[1]). In gleicher Weise machen nach STEINER Schlangen nach Entfernung des Vorderendes des Zentralnervensystems koordinierte Schlängelbewegungen. STEINER beobachtete, daß Haie, Rochen und Störe nach Dekapitation oder entsprechender Rückenmarkdurchschneidung in vollkommen normaler Gleichgewichtshaltung schwammen[2]. Man kann aber daraus keineswegs den Schluß auf eine entsprechende Stellfunktion des Rückenmarkes ziehen; es muß zunächst an die rein physikalischen Gleichgewichtsbedingungen gedacht werden, worauf speziell BETHE[3] hingewiesen hat. BETHE konnte zeigen, daß auch tote Haifische in symmetrischer Bauchlage liegenbleiben können, aber leicht in Rückenlage kommen. Übrigens bestreitet BETHE, daß seine Rückenmarkhaie ihr Gleichgewicht erhalten konnten; sie schwammen in Rückenlage ebenso gut wie in Bauchlage, wie es gerade der Zufall ergab. Die Fähigkeit, sich aus der Rückenlage umzudrehen, hatten sie alle eingebüßt.

Dementsprechend beobachtete BICKEL[4] an dekapitierten Aalen und an Tieren nach hoher Rückenmarksdurchschneidung, daß diese unfähig waren, die normale Lage im Wasser einzuhalten, daß sie oft am Rücken schwammen. Süßwasserfische, denen das Rückenmark so durchschnitten war, daß die Brustflossen noch vom Gehirn aus innerviert werden konnten, erhielten nach BICKEL[5] beim Schwimmen annähernd ihr Gleichgewicht, sanken jedoch in der Ruhe bald nach der einen oder anderen Seite um. FREDERICQ[6] sah bei Scyllium catulus und canicula am abgetrennten Schwanzstück in gewissem Rhythmus Flexionsbewegungen auftreten, wenn dieser Teil in einer von der normalen abweichenden Lage gehalten wurde. Weil diese Bewegungen nach Rückenmarkzerstörung schwanden, meint FREDERICQ, daß sie durch Reizung der motorischen Rückenmarkzentren infolge der Schwereeinwirkung entstehen. V. BAUER[7] hat an Hand eigener Untersuchungen diese Meinung zurückgewiesen und gezeigt, daß diese Erscheinungen sich in die bekannten Rückenmarksreflexe einreihen lassen.

Rückenmarkfrösche können in ihrer fast normalen Hockstellung sitzen, nur sind die vorderen Extremitäten etwas mehr gebeugt als sonst. Wenn man ein Hinterbein vorsichtig vom Körper abzieht, so wird es unter Umständen wieder angezogen. Die Tiere können Kriechbewegungen und Sprünge ausführen. Rückenmarkfrösche bleiben auch am Rücken liegen, man kann sie durch geeignete Reize zum Umdrehen bringen (GOLTZ, BICKEL[8], LUCHSINGER[9]). Über die Reflex-

---

[1] POLIMANTI, O.: Arch. f. Physiol. **1910**, 129.
[2] Von Squalus acanthus berichtet dasselbe LANGWORTHY, O. R.: Amer. J. Physiol. **78**, 34 (1926).
[3] BETHE, A.: Biol. Zbl. **14**, 95, 563 (1894).
[4] BICKEL, A.: Pflügers Arch. **68**, 110 (1897).
[5] BICKEL, A.: Arch. f. Physiol. **1900**, 481.
[6] FREDERICQ, L.: Arch. internat. Physiol. **19**, 251 (1922).
[7] BAUER, V.: Pflügers Arch. **211**, 565 (1926).
[8] BICKEL, A.: Arch. f. Physiol. **1900**, 481.
[9] LUCHSINGER, B.: Pflügers Arch. **22**, 179; **23**, 308 (1880).

bewegungen nach Dekapitation von Schlangen, Eidechsen, Schildkröten usw. stammen Untersuchungen von Osawa und Tiegel[1], Steiner, Bickel[2], Luchsinger, Fanò[3], Ten Cate[4] u. a.: siehe die zusammenfassende Darstellung von Trendelenburg[5]. Die Tiere sind nicht imstande, ihre normale Gleichgewichtslage zu erhalten.

Trendelenburg[5] berichtet von Erzählungen Herodians, auf die Kronecker[6] hingewiesen hatte, daß der Kaiser Commodus sich damit vergnügte, in der Arena gehetzten Sträußen mit einer sichelförmigen Waffe den Kopf abzuschlagen, und daß diese Tiere weiter herumliefen, als ob ihnen nichts geschehen wäre. Kronecker gibt an, daß sich ähnliche Erscheinungen auch an anderen Vögeln beobachten lassen. Wer hätte nicht Ähnliches gelegentlich der Köpfung von Hühnern, Enten oder Gänsen gesehen? So schreibt Tarchanoff[7], daß enthauptete Enten im Wasser imstande waren, ihr Gleichgewicht zu erhalten, daß sie aber nicht stehen konnten. Dubois[8] hat solche Tiere auch laufen gesehen[9]. Von einer ungestörten Gleichgewichtserhaltung kann in solchen Fällen trotzdem keine Rede sein. Es handelt sich hier vielmehr um eine Reihe verschiedenartiger Reflexe, die einen umfassenden automatischen Koordinationsmechanismus des Rückenmarkes erweisen. Es ist dabei zuzugeben, daß viele derartige Rückenmarksreflexe bei den Vögeln auf die Gleichgewichtserhaltung abzielen. So sah Tarchanoff sich periodisch wiederholende regelmäßige Schwimmbewegungen, Steuerbewegungen des Schwanzes und Flugbewegungen. Sehr bemerkenswert sind auch die Untersuchungen Singers[10] an Lendenmarktauben. Hier interessieren speziell Reflexe, die durch Drehungen der Tiere ausgelöst werden konnten. Dreht man eine solche Taube rasch aus der Bauchlage in die Rückenlage, so erfolgt kräftige Streckung der Beine und Spreizung der Zehen. Dreht man um transversale Achsen, so tritt kräftiges fächerförmiges Spreizen der Steuerfedern des Schwanzes ein. Weitere Beiträge zur Reflexphysiologie des Taubenlendenmarkes stammen von Baglioni und Matteucci[11] und Clementi[12]. Schließlich muß hier nochmals auf die oben ausführlich beschriebenen Flügelreflexe (Trendelenburg[13], Dittler und Garten[14], Groebbels[15]) hingewiesen werden, deren erhebliche Bedeutung für die Gleichgewichtserhaltung dort auseinandergesetzt wurde. Nach Trendelenburg sind auch diese vornehmlich als Lendenmarkreflexe aufzufassen, wenn auch dem Labyrinth ein wesentlicher Einfluß zukommt.

B. Das Vorderhirn und die Körperstellung und Körperhaltung.

Alle Untersucher sind sich darüber einig, daß einseitige oder doppelseitige Entfernung des Vorderhirns keine Gleichgewichtsstörungen hervorruft. Die

---

[1] Osawa, K. u. E. Tiegel: Pflügers Arch. **16**, 90 (1878).
[2] Bickel, A.: Arch. f. Physiol. **1901**, 52.
[3] Fanò, G.: Arch. di Biol. **3**, 365 (1883).
[4] Ten Cate, J.: Arch. néerl. Physiol. **12**, 213 (1927).
[5] Trendelenburg, W.: Erg. Physiol. **10**, 454 (1910).
[6] Kronecker, H.: Dtsch. med. Wschr. **1887**, 785, 812.
[7] Tarchanoff, J. R.: Pflügers Arch. **33**, 619 (1884) – C. r. Soc. Biol. Paris **1895**, 454.
[8] Dubois, R.: C. r. Soc. Biol. Paris **1893**, 915; **1895**, 528.
[9] Auch J. Steiner (Funktionen des Zentralnervensystems IV, S. 32) hat geköpfte Tauben und Truthühner laufen gesehen; er berichtet auch von ähnlichen Beobachtungen Lamettries an kalekutischen Hühnern und Cuviers an Enten.
[10] Singer, J.: Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl., 3. Abt. **89**, 167 (1884).
[11] Baglioni, S. u. E. Matteucci: Arch. di Fisiol. **8**, 1 (1909).
[12] Clementi, A.: Arch. di Fisiol. **8**, 513 (1910).
[13] Trendelenburg, W.: Arch. f. Physiol. **1906**, 1; Suppl.-Bd. **1906**, 231; **1907**, 499.
[14] Dittler, R. u. S. Garten: Z. Biol. **68**, 499 (1918).
[15] Groebbels, F.: Z. Biol. **76**, S. 83 (1922).

Tiere liegen, schwimmen, stehen, gehen und fliegen in vollkommen normaler Haltung, richten sich, in abnorme Lagen gebracht, prompt wieder auf. Sie erhalten in jeder Situation tadellose Balance. Es sind alle Haltungsreflexe und Stellreflexe, welchen Ursprungs sie auch seien, erhalten. Solche Untersuchungen an Fischen wurden von STEINER (Squalius cephalus, Scyllium canicula), TRAUBE-MENGARINI[1], BETHE[2] (Scyllium canicula), LOEB[3] (Scyllium canicula und catulus), REISINGER[4] (Barsch) vorgenommen. GOLTZ, STEINER, SCHRADER[5] u. a. arbeiteten am Frosche; FANÒ[6] an Emys orbicularis, BICKEL[7] an Emys europea und Testudo graeca, ebenso SERGI[8], SCHRADER[9] weiter an Nattern, STEWART[10] an Necturus maculatus. Zahlreiche Versuche an Vögeln stammen von ROLANDO, FLOURENS, LONGET, VULPIAN, SCHRADER[11] (Tauben), KALISCHER[12] (Papagei), DUBOIS[13] (Enten und Wandertauben), GROEBBELS[14] (Tauben[15] und Möven) u. a. Siehe auch die näheren, speziell älteren Literaturangaben in unten angegebenen Zusammenfassungen[16].

Es sei schließlich auf die bewegungslosen Starrezustände hingewiesen, die VERWORN[17] durch Reiben der Seiten- oder Rückenhaut speziell bei vorderhirnlosen Fröschen auslösen konnte; der Umdrehreflex ist dabei aufgehoben, die Tiere bleiben oft stundenlang in diesen Starrezuständen liegen. Über das Problem der sog. tierischen Hypnose im allgemeinen wird noch an anderer Stelle kurz zu berichten sein, soweit dies hier von Interesse ist.

C. Die Bedeutung des Zwischenhirns für die Körperstellung und Körperhaltung.

Exstirpation des Zwischenhirns (Thalami) bei unvermeidlicher gleichzeitiger Entfernung des Vorderhirns (Großhirns) sind nach STEINER und BETHE bei Haifischen von keinem Effekte auf die Gleichgewichtserhaltung. Am Frosche stammen solche Experimente von ECKHARD, GOLTZ, STEINER, SCHRADER u. a. Solche Tiere sind imstande, normale Schwimmbewegungen und Sprünge auszuführen, sitzen in normaler Körperhaltung. Der Umdrehreflex erfolgt prompt. Bei der Prüfung des Balanceversuches zeigen solche Frösche noch ausgesprochene kompensatorische Kopfstellungen, es fehlen aber bei zunehmender Neigung die reaktiven Aufwärts- bzw. Abwärtskriechbewegungen (STEINER), das Tier fällt

---

[1] TRAUBE-MENGARINI, M.: Arch. f. Physiol. **1884**, 553.
[2] BETHE, A.: Pflügers Arch. **76**, 470 (1899).
[3] LOEB, J.: Pflügers Arch. **50**, 66 (1891).
[4] REISINGER, L.: Biol. Zbl. **35**, 472 (1915).
[5] SCHRADER, M. E. G.: Pflügers Arch. **41**, 75 (1887).
[6] FANÒ, G.: Publicaz. d. R.-Ist. di studi sup. di Firenze. 1884, S. 1. Resumiert im Arch. ital. de biolog. **3**, 1883. (Zitiert nach BAGLIONI.)
[7] BICKEL, A.: Arch. f. Physiol. **1901**, 52.
[8] SERGI, S.: Arch. Farmacol. sper. **4**, 474 (1905).
[9] SCHRADER, M. E. G.: Arch. f. exper. Path. **29**, 55 (1892).
[10] STEWART, G. N.: Arch. néerl. Physiol. **7**, 340 (1922) — Amer. J. Physiol. **66**, 288 (1923).
[11] SCHRADER, M. E. G.: Pflügers Arch. **44**, 175 (1889).
[12] KALISCHER, O.: Sitzgsber. preuß. Akad. Wiss., Physik.-math. Kl. **1900**, 722; **1905**.
[13] DUBOIS, R.: C. r. Soc. Biol. Paris **54**, 936 (1902).
[14] GROEBBELS, F.: Z. Biol. **76**, 83 (1922).
[15] Die Gleichgewichtsstörungen, die F. T. ROGERS [J. comp. Neur. **35**, 21, 61 (1922)] bei Tauben nach Entfernung des Vorderhirnes fand, erwiesen sich als bedingt durch gleichzeitige Thalamusverletzung.
[16] ECKHARD, C.: Hermanns Handb. d. Physiol. **2 II**, 117 u. Beiträge **10**, 65 (1883). — Weiter die anfangs vermerkten Zusammenfassungen von BAGLIONI, FERRIER, FLOURENS, GOLTZ, STEINER, TSCHERMAK und VULPIAN.
[17] VERWORN, M.: Pflügers Arch. **65**, 63 (1896). — S. auch WEITBRECHT, E.: Z. Biol. **70**, 413 (1919). — MANGOLD, E.: Erg. Physiol. **18**, 79 (1920).

herunter. Dieser Ausfall ist dauernd. Auf der Drehscheibe fehlen nach der Operation zunächst die Drehreflexe, sie kehren aber nach einiger Zeit wieder. Einseitige Entfernung des Thalamus allein kann nach Steiner beim Frosche zu Uhrzeigerbewegungen nach der gesunden Seite führen, die aber rasch verschwinden. An Lacerta viridis fand Steiner nach Zwischenhirnentfernung keine Störungen.

Sorgfältig sind die Untersuchungen Bickels an Schildkröten, die sich an Experimente von Fanò und Sergi anschlossen. Wurde der Schnitt zwischen Zweihügeln und Zwischenhirn lotrecht auf die Schädelbasis gesetzt, so konnten die Tiere bei tadelloser Gleichgewichtserhaltung normal gehen und schwimmen, drehten sich, auf den Rücken gelegt, spontan nach einiger Zeit um und zeigten gut ausgesprochene Drehreflexe. Wurde aber der Schnitt schief caudalwärts ausgeführt, so daß basal schon von der Mittelhirnbasis etwas wegfiel, dann wiesen die Tiere beim Gange einige Besonderheiten auf. Die Extremitäten — besonders die vorderen — wurden zu hoch gehoben, holten zu weit aus und wurden forciert gestreckt. Dadurch schwankte das Tier von einer Seite zur anderen und der Panzer schlug abwechselnd auf den Boden. Beim Klettern waren die Tiere ungeschickt und verloren leicht das Gleichgewicht. Halbseitige senkrechte Schnittführung zwischen Thalamus- und Zweihügelregion ließ keine Absonderheiten erkennen. Unmittelbar nach der Operation vorhandene Reitbahnbewegungen schwanden bald.

Beim Alligator hat nach Bagley und Langworthy[1] die Entfernung aller Hirnteile bis zum Mittelhirne einschließlich der Thalami keinen Einfluß auf die Körperhaltung und das Gehvermögen.

Geblendete Enten und Wandertauben zeigen nach Entfernung der Hemisphären, Thalami und Corpora striata noch Drehreflexe (Dubois[2]). Rogers[3] fand bei Tauben Gleichgewichtsstörungen, wenn bei der Vorderhirnexstirpation die Thalami mitverletzt wurden. Martin und Rich[4] sahen bei enthirnten Hühnchen mit Thalamusverletzung Tendenzen zu Extensorstarre in den Beinen mit unsicherem Gang. Hunter[5] entfernte bei Seemöven und Haushühnern einseitig unter möglichster Schonung der Hirnrinde das Corpus striatum; der Effekt war Starre der Extremitäten und Unfähigkeit, zu stehen. Auch die Flügel wurden starr, der gleichseitige stärker. Beim Fliegen traten Zirkelbewegungen zur verletzten Seite auf. An Tauben exstirpierte Langworthy[6] in ähnlicher Weise einseitig das Corpus striatum. Lagen die Tiere, aus der Narkose noch nicht völlig erwacht, auf einer Seite, dann waren beide Beine, das der operierten Seite mehr, gebeugt; gegen passives Strecken war ein deutlicher Widerstand zu spüren. Auf die Füße gestellt, standen die Tiere hoch aufgerichtet mit gestreckten Beinen („positive Stützreaktion" nach R. Magnus) und mit erhobenem Kopfe nach rückwärts und zur nicht operierten Seite gelehnt, auf den Schwanz gestützt und schwankten um die Längsachse. Längeres Stehen war nur auf dem Beine der nicht operierten Seite möglich. Auf das Bein der operierten Seite gestellt, war eine Balance unmöglich, da dieses ständig hyperextendiert wurde (sehr starke positive Stützreaktion!). Langworthys Tauben nach Hirndurchschneidung knapp distal vom Thalamus waren unfähig, zu stehen; sie lagen mit stark an den Körper angezogenen, gebeugten Beinen auf einer Seite. Von Zeit zu Zeit strampelten sie und machten heftige, unkoordinierte Flügelschläge.

---

[1] Bagley, Ch. u. O. R. Langworthy: Arch. of Neur. **16**, 154 (1926).
[2] Dubois, R.: C. r. Soc. Biol. Paris **54**, 936 (1902).
[3] Rogers, F. T.: J. comp. Neur. **35**, 21, 61 (1922); Amer. J. Physiol. **86**, 639 (1928).
[4] Martin, E. G. u. W. H. Rich: Amer. J. Physiol. **46**, 396 (1918).
[5] Hunter, J. J.: Med. J. Austral. **1**, 86 (1924) — Surg. etc. **39**, 721 (1924).
[6] Langworthy, O. R.: Amer. J. Physiol. **78**, 34 (1926).

D. Die Bedeutung des Mittelhirns für die Körperstellung und Körperhaltung.

STEINER hat nachgewiesen, daß ein- oder doppelseitige Abtragung des Mittelhirndaches (des Tectum opticum, der Zweihügelregion) zu keinen Gleichgewichtsstörungen bei Squalius cephalus und Haifischen führt. LOEB[1] und BETHE[2] konnten dies bestätigen[3]. Anders ist es nach Abtragung der Mittelhirnbasis. Bei rein symmetrischen Entfernungen derselben sah STEINER einen Squalius mit schlaffen Flossen auf der Seite oder auf dem Rücken liegen; Haifische spez. Scyllium canicula und catulus lagen in normaler Stellung am Boden, konnten sich auch äquilibriert bewegen, solange sie in einer horizontalen Ebene schwammen. Beim Auf- und Absteigen verloren die Tiere aber leicht das Gleichgewicht und kamen auf den Rücken zu liegen. Sie versuchten sich — ebenso ein gleichartig operierter Aal — aufzurichten, was allerdings nicht immer gelang. Sog. Zwangsbewegungen konnte STEINER nicht beobachten und er wehrt sich gegen die älteren Befunde von FLOURENS, BAUDELOT, VULPIAN usw., die von schweren Bewegungsstörungen sprechen. Diese seien die Folge asymmetrischer Verletzungen. Trug STEINER das Mittelhirn nun teilweise, aber immer symmetrisch ab, so waren die Symptome qualitativ gleich, nur quantitativ geringer. BETHE fand, daß Haifische nach möglichst symmetrischer Abtragung der Mittelhirnbasis ganz gerade schwimmen können, daß dabei aber Kreisbewegungen nach beiden Seiten vorkommen. Meist ist eine Seite bevorzugt, weil eben eine genau symmetrische Exstirpation in den meisten Fällen unmöglich ist. Die Tiere verlieren häufig die Normalstellung und schwimmen dann eine Zeitlang in Rückenlage analog STEINERS Tieren.

Schwere Äquilibrierungs- und Bewegungsstörungen macht einseitige Abtragung der Mittelhirnbasis. Squalius cephalus (Hai) lag am Rücken (STEINER), Scyllium canicula und catulus nach LOEB und BETHE immer auf der unverletzten Seite. Dabei traten stets Kreisbewegungen nach der unverletzten Seite auf. Der Fischkörper war zumeist in eigenartiger Weise so eingerollt, daß die gesunde Seite an der Konvexität lag und der Kopf fast den Schwanz berührte. STEINER bestreitet gegenüber Beobachtungen von BAUDELOT das Vorkommen von Rollbewegungen, die jedoch auch LOEB speziell bei erregten Tieren zur gesunden Seite gesehen hat. Interessant ist das Verhalten der asymmetrisch gebauten Pleuronectiden (Rhombus, Solea, Platessa usw.) nach einseitiger Mittelhirndurchschneidung. Bei dextralen Pleuronectiden erfolgen nämlich die Kreisbahnbewegungen in vertikalen Kreisen im Sinne des Uhrzeigers, wenn die linke Hälfte abgetragen ist, im entgegengesetzten Sinne, wenn die rechte Hälfte abgetragen ist (von der Rückenflosse aus betrachtet). Umgekehrt ist es bei sinistralen Pleuronectiden.

Relativ grob sind die Experimente REISINGERS[4] an Barschen. Nach doppelseitiger Abtragung des Mittelhirns schwamm ein Fisch zuerst auf der rechten Seite, den Körper nach rechts gekrümmt — das deutet auf asymmetrische Verletzung hin —, später schwamm das Tier am Rücken. Ein Barsch stellte sich nach linksseitiger Mittelhirnentfernung zunächst mit dem Kopfe lotrecht aufwärts, lag später auf der Seite, nahm jedoch beim Schwimmen wieder die Schrägstellung ein.

LOEB kombinierte bei Haifischen einseitige Mittelhirndurchtrennung mit Octavusdurchschneidungen. Bei Scyllium catulus wurde z. B. das linke Mittelhirn und der linke Octavus durchschnitten. Das Tier lag schief auf der linken Seite, die rechte Flosse war ventralwärts, die linke dorsalwärts gewendet. Rollen

---

[1] LOEB, J.: Pflügers Arch. **50**, 66 (1891).

[2] BETHE, A.: Pflügers Arch. **76**, 470 (1899).

[3] FERRIER (Funktionen des Gehirns, S. 83) will dagegen bei oberflächlichen Verletzungen der Lobi optici an „Fischen" Gleichgewichtsstörungen gesehen haben.

[4] REISINGER, L.: Biol. Zbl. **35**, 477 (1915).

nach links war häufig, aber Kreisbahnbewegungen kamen nicht vor. Auf Loebs Folgerungen wird noch einzugehen sein.

Es ist klar, daß am Froschhirne die Funktion des Mittelhirnes von einer sehr großen Anzahl von Autoren zu ergründen gesucht wurde. Es sind zu nennen: Flourens, Magendie, Blaschko, Cayrade, Goltz, Ferrier, Eckhard[1], Bechterew[2], Steiner, Schrader[3], Wlassak[4] u. a.

Die Ergebnisse der älteren Autoren gipfeln im allgemeinen darin, daß nach Verletzung eines Zweihügels die Tiere zwangsmäßige Kreisbewegungen nach der entgegengesetzten Seite ausführen. Goltz konnte zeigen, daß mittelhirnlose Frösche nicht mehr imstande waren, den Balancierversuch zu bestehen, sondern bei diesem Experimente einfach herunterfielen. Hingegen war der Umdrehreflex erhalten. Goltz hielt daher das Mittelhirn für das „Gleichgewichtszentrum". Bechterew wies nach, daß Gleichgewichtsstörungen nur dann auftreten, wenn der Schnitt in der Zweihügelregion bis tief auf die Basis reicht. Wenn Steiner nur das Mittelhirndach abtrug, dann fand er in Übereinstimmung mit Renzi, Eckhard, Blaschko und Bechterew keine Bewegungsstörungen; die Frösche bestanden auch den Balanceversuch. Nach vollkommen symmetrischer und gleichzeitiger Abtrennung des ganzen Mittelhirns zeigten die Tiere im Gegensatze zu Cayrade, der Rollbewegungen beschreibt, nur wenig und schwache Zwangsbewegungen. Die Haltung war annähernd normal, aus der Rückenlage drehten sich die Tiere leicht um; das Springen war etwas plumper. Der Balanceversuch war dauernd unmöglich. Das Schwimmen war nicht so koordiniert wie sonst. Schnitt Steiner nur das vordere Drittel der Zweihügel symmetrisch auf beiden Seiten ab, so unterschieden sich solche Frösche kaum von Tieren, denen nur das Vorderhirn mit den Thalami abgetragen war. Nach symmetrischer Entfernung der zwei vorderen Drittel der Mittelhirnbasis hatten die Frösche eine entschiedene Neigung zum Rückwärtsgehen.

Einseitige Abtragung der Mittelhirndecke hat keinen Effekt. Macht man eine sicher vollständige Entfernung eines Zweihügels, so zeigt der Frosch sehr heftige Manegebewegungen zur gesunden Seite. Zur Ruhe gekommen sitzt er hauptsächlich mit dem Kopfe zur gesunden Seite geneigt schief; dabei können die Extremitäten der gesunden Seite adduziert, die anderen abduziert gehalten werden; es ist dieselbe Stellung, als ob dem Frosche das linke Labyrinth entfernt worden wäre. Im Wasser schwimmt der Frosch in Kreisen. Die Erscheinungen verlieren sehr bald an Deutlichkeit, können aber durch Erregungen der Tiere wieder hervorgerufen werden. Wenn die einseitige Zweihügelexstirpation nicht vollständig war, sondern etwas stehengeblieben ist, so zeigt sich genau dasselbe nunmehr zur *verletzten* Seite gerichtet. Das ist auch das übliche Verhalten von Fröschen nach einfachen Zweihügelläsionen einer Seite; doch kann auch da das Umgekehrte vorkommen, was offenbar mit der Art der Verletzung zusammenhängt. Dies konnte Steiner durch verschiedenartige Schnittführungen an einem Corpus bigeminum zeigen. Steiners Ergebnisse bestätigte im Wesen Muskens[5]. Dieser bemerkt noch, daß die Zirkelbewegungen zur gesunden Seite nach einseitiger Hemisektion des Lobus opticus um so mehr mit Rollbewegungen nach der anderen Seite kombiniert erscheinen, je distaler die Schnittführung erfolgt. Wird endlich die Medulla proximal vom Austritt des N. octavus hemiseziert, dann sind allein Rollbewegungen zur verletzten Seite vorhanden.

---

[1] Bei Eckhard findet man eine Übersicht über die ältere Literatur.
[2] Bechterew, W.: Pflügers Arch. **33**, 413 (1884).
[3] Schrader, M. E. G.: Pflügers Arch. **41**, 75 (1887).
[4] Wlassak, R.: Zbl. Physiol. **6**, 457 (1892).
[5] Muskens, L. J. J.: J. Physiol. **31**, 204 (1904).

An Lacerta viridis hat die Abtragung der Mittelhirndecke keinen Effekt. Entfernt man auch die Basis, so sieht man die Tiere gelegentlich rückwärts laufen. Einseitige Abtragung der Basis erzeugt Kreisbewegungen zur verletzten Seite (Steiner).

Herter[1] beobachtete einen Frosch, der den Kopf gesenkt und stark nach links geneigt hielt, die Wirbelsäule stark nach rechts gebogen hatte. Das rechte Vorderbein wurde ziemlich gestreckt nach hinten gestellt gehalten, das rechte Hinterbein war weniger angezogen als das linke. Beim Kriechen war der Körper stark nach links geneigt, das rechte Vorderbein griff manchmal in die Luft; es kamen Kreisbewegungen nach rechts zustande. Beim Hüpfen fiel der Frosch über die linke Seite auf den Rücken, konnte sich nur schwer aufrichten. Das Aufrichten geschah über die linke Seite. Beim Schwimmen rollte der Frosch über die linke Seite und machte Manegebewegungen nach rechts, die oft in Uhrzeigerbewegungen ausgingen. Rechtsdrehung auf der Drehscheibe ergab Drehreflexe und Nachreaktionen, Linksdrehung nur sichere Nachreaktionen. Die anatomische Untersuchung ergab einen Bluterguß in der rechten Hälfte des Mittelhirndaches, in der rechten Zwischenhirnhälfte, im rechten Ventrikel des Vorderhirns und in der rechten Hälfte des Vorderhirnes. Man muß in Übereinstimmung mit Steiner obige Symptome als durch eine Schädigung (etwa Druck) der rechten Mittelhirnbasis bedingt ansehen. Wir können Herter beistimmen, wenn er meint, daß ein Teil der Octavusbahnen im Mittelhirn, allerdings in der Mittelhirnbasis, kreuzt, ein anderer ungekreuzt verläuft.

Einige Beobachtungen von Stewart[2] an Necturus maculatus zeigen, daß Mittelhirnläsionen den Umdrehreflex nicht verhindern; wurde hingegen das ganze Mittelhirn abgetragen, so fehlte er. Nach einseitiger Läsion sah der Autor, daß die Tiere beim Aufrichten aus der Rückenlage nicht selten Rollbewegungen um die Längsachse zur gesunden Seite ausführten.

Bagley und Langworthy[3] fanden, daß Alligatoren nach vollständiger Abtragung des Mittelhirnes mit den proximalen Hirnteilen beim Versuche, zu gehen, eine eigenartige Extensorenstarre aller 4 Extremitäten bekommen, so daß sie — unfähig sich fortzubewegen — wie eine Statue stehenbleiben. Die Gleichgewichtserhaltung ist äußerst mangelhaft, die Tiere fallen leicht zur Seite. An Schildkröten sah Fanò Reitbahn- und Uhrzeigerbewegungen nach Verletzungen des Mittelhirns. Bickels Schildkröten zeigten nach Abtrennung des Vorder-, Zwischen- und Mittelhirns — ob dabei das Kleinhirn mit abgetragen wurde oder nicht, blieb gleichgültig — nur dann sog. Zwangsbewegungen, wenn die Abtragung auf beiden Seiten nicht gleich gelungen war. Aber diese Tiere zeigten die Symptome, die schon durch alleinige Abtragung des Zwischenhirns ausgelöst wurden (vgl. oben), noch ausgesprochener: die Beine wurden beim Gehen zu hoch gehoben, zu weit ausgestreckt und bald zu weit seitlich oder medial auf den Boden aufgesetzt, so daß der Panzer dabei hin- und herschwankte und mit den Vorderkanten auf den Boden aufschlug. Auf den Rücken gelegt, drehten sich die Tiere nach längerer Zeit um; auf der Drehscheibe reagierten sie prompt.

Nach einseitiger Durchtrennung am caudalen Zweihügelrande war bei den Schildkröten ausgesprochene Neigung zu Reitbahnbewegungen zur gesunden Seite vorhanden; nach der anderen Seite gingen sie nie. Die Extremitäten der lädierten Seite holten beim Gehen immer erheblich weiter aus als die anderen, so daß der Panzer beim Gehen eine Schiefstellung (Neigung zur gesunden Seite) zeigte. Den so operierten Schildkröten gelang es nur selten, sich aus der Rückenlage in die Bauchlage umzudrehen. Auf der Drehscheibe waren Unterschiede in den Reflexen nach beiden Seiten zu sehen; bei der Rotation mit der gesunden Seite voran war der Kopfdrehreflex etwas geringer.

---

[1] Herter, K.: Z. vergl. Physiol. **2**, 91, 392 (1925).

[2] Stewart, G. N.: Arch. néerl. Physiol. **7**, 340 (1922) — Amer. J. Physiol. **66**, 288 (1923).

[3] Bagley, Ch. u. O. R. Langworthy: Arch. of Neur. **16**, 154 (1926).

Flourens, Mc. Kendrick, Renzi beobachteten bei Tauben nach Zweihügelverletzung Gleichgewichtsstörungen. Bechterew[1] stellte zunächst fest, daß oberflächliche Verletzungen der Zweihügel keine Gleichgewichtsstörungen machen. Solche waren nur zu erhalten, wenn die Läsionen bis tief in das zentrale Höhlengrau des dritten Ventrikels hinunterreichten. Wenn er bei Tauben in der Gegend des dritten Ventrikels einen Schnitt bis an die Hirnbasis führte, dann waren die Tiere entweder überhaupt nicht imstande, zu stehen, oder sie benützten den Schwanz als dritten Stützpunkt und konnten sich dann leidlich auf den Füßen erhalten. Leichte Stöße brachten sie ins Wanken bis zum Umfallen. Der Balanceversuch war bei solchen Tieren unmöglich. In die Luft geworfen, breiteten sie zwar die Flügel aus und führten starke stoßweise Schläge aus, fielen aber immer bald herunter. Nicht selten waren Zwangsbewegungen mannigfaltiger Art zu beobachten. Diese Erscheinungen hielten Wochen und Monate an.

Verletzungen mit einer Nadel im vorderen Teil des dritten Ventrikels äußerten sich in starker Tendenz nach vorne umzufallen; der Kopf war geneigt, der Hals vorgestreckt. Viele Tiere konnten nicht stehen, sie stürzten kopfüber nach vorne. Bei anderen Tieren waren wieder anfallsweise Manege- oder Kreisbewegungen zu beobachten; bei diesen war die Läsion vornehmlich seitlich erfolgt, und zwar auf derselben Seite, nach der die Kreisbewegungen stattfanden. Die Gleichgewichtsstörungen nahmen mit der Zeit ab.

Beschränkte sich die Läsion auf die caudale Gegend des dritten Ventrikels, dann traten äußerst heftige Anfälle mit Überschlagen und Weiterrollen nach hinten auf. Dabei war der Taubenrumpf stark bogenförmig nach hinten gekrümmt, der Kopf zum Schwanze zurückgeworfen, beide Füße waren gestreckt und auch nach hinten gerichtet. Nach dem Anfalle blieben die Tauben oft in dieser Pose liegen. Mit der Zeit verschwanden diese Anfälle, aber die Tiere waren noch lange unfähig, frei zu stehen und zu gehen, weil sehr heftige Schwankungen des Körpers störten.

Fand eine Verletzung im lateralen Teile des dritten Ventrikels statt, so sah Bechterew Pendelbewegungen des Kopfes und Augennystagmus. Schließlich traten Kopfverdrehungen auf, so daß der Scheitel nach unten gerichtet war, und heftige Rollbewegungen um die Längsachse nach der unverletzten Seite schlossen sich an. Die Tiere versuchten, durch Ausbreiten und Schlagen mit den Flügeln entgegenzuarbeiten. Die Füße hatten bei den Anfällen, die erst im Laufe von mehreren Wochen bei Tauben und Hühnern schwächer wurden, eine eigenartige Stellung. Die Tiere konnten nie mehr gehen und fliegen.

Nach vorausgegangener Großhirnexstirpation konnten durch analoge Verletzungen ähnliche Störungen hervorgerufen werden. Die durch die beschriebenen Läsionen ausgelösten Anfälle von Rollbewegungen, Umstürzen usw. konnte Bechterew durch beiderseitige symmetrische Zerstörung der Seitenwände des dritten Ventrikels fast völlig zum Verschwinden bringen. Scharf ausgeprägte Gleichgewichtsstörungen blieben nichtsdestoweniger dauernd vorhanden, weder Gehen noch Fliegen war möglich.

Dubois[2] behauptet, daß Enten und Wandertauben nach Zerstörung der Corpora bigemina keine Drehreflexe mehr zeigen. Kschischkowski[3] fand, daß Auflegen von $1-1^1/_2$ qmm großer, mit 1 proz. Strychninlösung getränkter Stückchen von Fließpapier auf einen Zweihügel klonische Krämpfe in den Beinmuskeln derselben Seite, Zuckungen des gleichen Flügels und evtl. Wendung und Senkung des Kopfes nach der entgegengesetzten Seite verursachte. Größere Papierchen erzeugten Kopfverdrehungen, noch größere auch Manegebewegungen

[1] Bechterew, W.: Pflügers Arch. **33**, 413 (1884).
[2] Dubois, R.: C. r. Soc. Biol. Paris **54**, 936 (1902).
[3] Kschischkowski, C.: Zbl. Physiol. **25**, 557 (1911).

zur gereizten Seite. Diese Versuche hat MARTINO[1] neu aufgenommen; Kopfverdrehungen sah er nur, wenn gleichzeitig geringe Verletzungen der Lobi optici stattgefunden hatten. Sonst traten bei Reizung des vorderen Drittels des Lobus opticus mit Strychnin klonische Retraktionen des homolateralen Beines auf. Reizung im mittleren Drittel erzeugte klonische homolaterale Flügelschläge; MARTINO unterscheidet dort ein Zentrum für die Flügelhebung, ein anderes für die Flügelsenkung. Reizung im hinteren Drittel ergab klonische Adduction des homolateralen Flügels und klonische Bewegungen des Schwanzes.

Daß das Mittelhirngrau bzw. die basalen Teile des Mittelhirns von wesentlicher Bedeutung für die Regulation der Gleichgewichtserhaltung sind, kann nach den vorliegenden Befunden kaum zweifelhaft sein. Wir dürfen also anscheinend im Mittelhirne die „Zentren der Körperstellung" lokalisieren. Dafür sprechen auch die Befunde LANGWORTHYS[2] an Tauben nach kompletter Abtrennung aller distaler Hirnteile einschließlich des Mittelhirns: Stehen, Laufen, Fliegen war unmöglich; im Liegen waren die Beine gebeugt. LANGWORTHY beschreibt an solchen Tauben eine sehr deutliche „positive Stützreaktion" der Beine. Wurden die Tiere auf die Beine gestützt gehalten, so daß das Körpergewicht die Beine belastete, dann gerieten diese in einen Zustand maximaler Extension. Im Momente, wo die Beinbelastung verhindert wurde, verschwand auch die Beinstreckung. Die Stützreaktion war hier noch ausgesprochener als jene nach Thalamusentfernung (vgl. oben)[3].

E. Die Bedeutung des Kleinhirns für die Körperstellung und Körperhaltung.

STEINER sah an Haien sowohl nach einseitiger, als auch doppelseitiger vollständiger Entfernung des Kleinhirns — Mitwegnahme des unter der Mittelhirndecke verborgenen Vorderteils! — mit Ausnahme ganz geringfügiger seitlicher Schwankungen keine Gleichgewichtsstörungen und befindet sich damit in Übereinstimmung mit älteren Befunden von VULPIAN, PHILIPEAUX und BAUDELOT vornehmlich an Karpfen und Schleien. LOEB, CORSO[4] und BETHE bestätigten STEINERS Ergebnisse. REISINGER[5] sah Barsche nach Kleinhirnexstirpation auf der Seite liegen, beim schnellen Schwimmen um die Längsachse schwanken. Doch sind seine Exstirpationsexperimente (Entfernung des Kleinhirns mit einer Pinzette) recht grob und deshalb Nebenverletzungen nicht auszuschließen.

GOLTZ gibt an, daß Frösche nach Exstirpation des Kleinhirns nicht mehr kriechen und springen können. ONIMUS[6] fand Gleichgewichtsstörungen. STEINER wies nach, daß die beiden Autoren mehr abgetragen hatten, als was anatomisch als Kleinhirn nach ECKER[7] aufzufassen ist. STEINER entfernte demgemäß nur jene kleine Leiste, welche den vorderen Teil der Rautengrube überbrückt. Nach alleiniger Entfernung des Kleinhirns waren keine Gleichgewichtsstörungen zu sehen. Die Frösche zeigten leichtes Zittern in den Extremitäten und konnten nicht über die Kante eines Brettchens steigen, ohne herunterzufallen. Fügte STEINER zu der Abtragung des Vorderhirnes einschließlich der Zweihügel noch die Exstirpation des Kleinhirns hinzu, so kamen keine neuen Erscheinungen mehr hinzu. STEINER bestätigte durch seine Versuche die Resultate von RENZI, VULPIAN und PHILIPEAUX. Einseitige Entfernung des Kleinhirns zeigte nichts Abnormes.

Kleinhirnexstirpationsversuche STEINERS an Lacerta viridis blieben ergebnislos. Auch FANÒ und BICKEL fanden bei Schildkröten nach Kleinhirnentfernung keine Besonderheiten.

Ganz anders liegen die Verhältnisse bei den Vögeln mit ihrem hochdifferenzierten Kleinhirne. Es liegen eine große Zahl von Exstirpations- und Läsionsversuchen vor: FLOURENS, SCHIFF, WEIR-MITCHELL, FERRIER, STEFANI, LUCIANI, DALTON, RENZI, LUSSANA und LEMOIGNE, BECHTEREW, EDINGER[8],

[1] MARTINO, G.: Arch. di Fisiol. **24**, 282 (1926) — Boll. Soc. Biol. sper. **1** III (1926).

[2] LANGWORTHY, O. R.: Amer. J. physiol. **78**, 34 (1926).

[3] Vgl. auch die ausführliche Studie von GROEBBELS [Pflügers Arch. **221**, 50 (1928)] über die Stützreaktion.

[4] CORSO, F.: Arch. di Biol. **22**, 94 (1895).

[5] REISINGER, L.: Biol. Zbl. **35**, 472 (1915).

[6] ONIMUS: Robins Journal etc. 1870—71, S. 663.

[7] ECKER, A. u. R. WIEDERSHEIM: Anatomie des Frosches. Bearbeitet von E. GAUPP, II. Bd., Lehre vom Nervensystem. Braunschweig: Vieweg 1896.

[8] Die ältere Literatur ist in den genannten Übersichten zu finden.

Friedländer[1], Lange[2], Marx[3], Shimazono[4], Reisinger[5], Troll und Hesser[6], Bremer[7], ten Cate[8], Groebbels[9] u. a.

Die Symptome nach Läsionen des Kleinhirns gliedern sich in schwere Frühsymptome, die aber relativ rasch verschwinden und geringen Spätsymptomen Platz machen. Unmittelbar nach relativ vollständiger Zerstörung des Kleinhirns ist ruhiges Stehen und Gehen ganz unmöglich, die Tiere liegen am Boden. Bei Gehversuchen werden die Beine tonisch gestreckt, die Tiere schwanken stark und fallen um. Heftige Bewegungen der Beine, der Flügel und des Kopfes schließen sich an, die erst mit Erschöpfung des Tieres allmählich nachlassen. In diesem Stadium können die Tiere naturgemäß nicht fliegen, sogar die Nahrungsaufnahme ist ausgeschlossen; der Kopf wird beim Versuche, zu fressen, immer vorgeschoben und dann plötzlich unmotiviert wieder zurückgezogen. Nach einigen Wochen verschwinden diese stürmischen Erscheinungen und machen Dauersymptomen Platz. Die Tiere können wieder gehen, schwanken dabei allerdings nach allen Seiten. Beine und Zehen sind krampfartig gestreckt, so daß nur die Zehenspitzen den Boden berühren. Wenn diese Krampfzustände die Tiere anfangs noch verhindern, auf Stangen sitzen zu können, so verschwinden sie doch allmählich, so daß die Tauben diese Fähigkeit wieder erlangen. Wichtig ist, daß die Tiere bald wieder ausgezeichnet fliegen können; sie sind imstande, aufzufliegen, sich im Fluge umzudrehen, den Flug zu bremsen, sich auf Stangen niederzulassen. Ja, solche Tauben können auch eine Stange entlanglaufen, auf einem Fuße stehen u. dgl., ohne daß bemerkenswerte Gleichgewichtsstörungen zu sehen wären. Jedenfalls ist also nach recht vollständiger Entfernung des Kleinhirns bei Tauben im Kompensationsstadium eine ziemlich vollkommene Gleichgewichtshaltung mit komplizierten Bewegungsleistungen möglich. Dies erinnert an die bekannten Feststellungen von R. Magnus, Dusser de Barenne, Rademaker u. a. an Säugern. Es genügen also unter solchen Umständen die „Zentren" des Mittelhirns. Daraus kann und darf aber allem Anscheine nach nicht der Schluß gezogen werden, daß unter normalen Verhältnissen das Kleinhirn keinen Einfluß auf die Gleichgewichtsregulierung hätte; dies zeigen besonders die Folgen asymmetrischer Kleinhirnläsionen.

Sehr schwer, lang anhaltend und meist nicht völlig verschwindend sind die Symptome nach speziell asymmetrischer (einseitiger) Verletzung des Kleinhirns: Verdrehung, Schiefhaltung des Kopfes, Pendelbewegungen desselben, Unfähigkeit, zu stehen und gehen usw. sind die unmittelbare Folge; das Tier liegt meist mit eigenartig tonisch gestreckten Beinen. Bei den Gehversuchen, die unter starkem Schwanken und wiederholtem Hinfallen erfolgen, treten Kreisbewegungen, Manegebewegungen u. dgl. auf. Das Bild ist je nach Ort und Ausmaß der Verletzung ein ungemein wechselndes. Oberflächliche Läsionen der Rinde allein machen die geringsten Störungen. Auch hier ist ein allmähliches Nachlassen der Symptome zu beobachten. Doch bleibt immer beim Gehen und Fliegen, das schließlich, wenn auch ungeschickt, wieder möglich wird, eine gewisse Tendenz zum Abweichen, zu Kreisbewegungen nach der verletzten Seite bzw. stärker verletzten Seite bestehen.

---

[1] Friedländer, A.: Neur. Zbl. **17**, 351, 397 (1898).
[2] Lange, B.: Pflügers Arch. **50**, 615 (1891).
[3] Marx, H.: Pflügers Arch. **120**, 166 (1907) — Zbl. Physiol. **22**, 143 (1909).
[4] Shimazono, J.: Arch. mikrosk. Anat. **80**, 397 (1912).
[5] Reisinger, L.: Zool. Anz. **47**, 189 (1916).
[6] Troll, A. u. C. Hesser: Acta chir. scand. (Stockh.) **54**, 211 (1921).
[7] Bremer, Fr.: C. r. Soc. Biol. Paris **90**, 381 (1924).
[8] Ten Cate, J.: Arch. néerl. Physiol. **11**, 1 (1926).
[9] Groebbels, F.: Pflügers Arch. **221**, 15, 41, 50 (1928).

Auf die Frage nach der Lokalisation in der Kleinhirnrinde (vgl. z. B. SVEN INGVAR[1], TEN CATE[2]) kann hier nicht eingegangen werden. Es ist gewiß sehr bemerkenswert, daß viele Symptome nach Verletzungen des Kleinhirns eine sehr große Ähnlichkeit, wenn nicht Analogie, mit Symptomen nach Labyrinthverletzungen oder Reizungen aufweisen. Man hat deshalb sehr oft an eine ganz enge Bindung zwischen Labyrinth und Kleinhirn gedacht, ein Gedanke, den GROEBBELS[3] neuerlich wieder aufgenommen hat und durch Experimente zu stützen sucht. Es erscheint unter normalen Verhältnissen ein solcher enger Zusammenhang auch kaum zweifelhaft zu sein. Doch ist offenbar der Schluß irrig, daß im Kleinhirne die Vestibulariszentren liegen, welche für die Regulationsfunktion der Labyrinthe unter allen Umständen eine Conditio sine qua non bilden.

F. Die Bedeutung des Nachhirns (Medulla oblongata) für die Körperstellung und Körperhaltung.

Einseitige Schnitte im Nackenmarke führen nach STEINER bei Haien zu Rollbewegungen nach der verletzten Seite. LOEB bestätigte STEINERS Ergebnisse. Scyllium canicula machte nach rechtsseitiger Durchschneidung der Medulla oblongata etwa in der Mitte der Rautengrube Rollbewegungen nach rechts. In Ruhe lag das Tier auf der rechten Seite, das rechte Auge war nach unten, das linke nach oben abgelenkt, die rechte Brustflosse war dorsalwärts, die linke ventralwärts gewendet und gleichzeitig etwas kopfwärts gehoben. Ganz die gleichen Symptome ergaben sich, wenn die Durchschneidung in der Medulla an der Stelle des Octavuseintrittes gemacht worden war. Lag die Schnittstelle oralwärts vom Octavuseintritte, dann traten in erster Linie Reitbahnbewegungen, evtl. auch Einkrümmungen des Tieres zur Läsionsseite auf. Die beschriebenen Symptome nach einseitiger Durchschneidung der Medulla sind nun dieselben wie nach gleichseitiger Octavusdurchschneidung oder gegenseitiger Durchtrennung der Mittelhirnbasis. Deshalb kam LOEB zu folgendem Schlusse: „Die Bedeutung des Mittelhirns und gewisser Teile der Medulla oblongata für Zwangsbewegungen, Zwangslagen und assoziierte Stellungsänderungen der Bulbi und Flossen beruht auf dem Umstande, daß diese Teile Acusticusbestandteile enthalten.“ BETHE fand dagegen, daß Haie nach einer Durchschneidung zwischen den linken Kleinhirnschenkeln und der Mitte zwischen Octavus und Glossopharyngeus, im Gegensatze zu STEINER, im Wasser sofort schwammen, allerdings dabei etwas taumelten. War der Schnitt nicht ganz symmetrisch, kamen leicht Rollungen um die Längsachse hinzu. Solche Tiere fielen leicht um, konnten sich am Boden aber noch in die Bauchlage zurückdrehen. Ob diese Fähigkeit auch noch nach Medulladurchtrennung hinter dem Octavuseintritte vorhanden war oder nicht, konnte BETHE nicht mit Sicherheit feststellen. BETHE stimmt mit LOEB überein, daß bei Durchschneidung vor dem Octavus Reitbahnbewegungen prävalieren, Rollbewegungen bei Durchschneidung hinter dem Octavuseintritte, aber nur prävalieren, nicht ausschließlich vorkommen. Durchschneidungen im caudalsten Teile der Medulla halbseitig hinter dem Vagusaustritte machten keine Gleichgewichtsstörungen; es entwickelte sich eine konkave Krümmung des Fischleibes zur gesunden Seite. Haie nach totaler Durchschneidung der Medulla hinter dem Vagusaustritte machten dauernd Progressivbewegungen.

BETHE stimmt weiter mit LOEB darin überein, daß die nach einseitiger Verletzung der Medulla in der Octavusgegend vorhandenen Erscheinungen auf

[1] SVEN INGVAR: Fol. neurobiol. **1918**.
[2] TEN CATE, J.: Arch. néerl. Physiol. **11**, 1 (1926).
[3] GROEBBELS, F.: Pflügers Arch. **221**, 15, 41 (1928) — Klin. Wschr. **6**, 1806 (1927).

Verletzung des zentralen Apparates des gleichseitigen Octavus zurückzuführen sind und daß auch die Folgen der Verletzung des Mittelhirns wenigstens teilweise auf Schädigung von Octavuselementen zurückzuführen sind. Er kann sich jedoch Loeb darin nicht anschließen, daß die zentralen Octavuselemente im vorderen Teile der Medulla einfach kreuzen und rechtfertigt seine Auffassung durch folgende Versuche. Bestände die Loebsche Anschauung zu Recht, so müßte eine Längsspaltung des Hirnstammes von der Gegend der Octavuseintritte bis zur Mitte des Mittelhirnes die gekreuzten Bahnen beider Octavi durchschneiden und eine folgende Sektion des Mittelhirnes müßte ohne Erfolg bleiben. Das ist nicht der Fall; ein Tier schwamm nach der Hälftung des Hirnstammes mit guter Gleichgewichtserhaltung, zeigte jedoch nach einseitiger Mittelhirndurchtrennung in den nächsten Tagen sich immer stärker ausbildende Reitbahnbewegungen zur unverletzten Seite, die schließlich in einer Contractur des Körpers gipfelten. Es waren also die Symptome dieselben, nur verspätet, wie nach einseitiger Mittelhirndurchtrennung allein. Es können also in der Mittelhirnbasis nicht allein gekreuzte, sondern es müssen auch ungekreuzte Octavuselemente vorhanden sein.

Bethe hälftete mehreren Haien die Medulla median von der Mitte zwischen den Vorderrändern der Octavieintritte bis hinter die Vagusursprünge. Nur ein Hai schwamm danach ohne Zwangsbewegungen; dieses Tier fiel jedoch beim Schwimmen häufig auf den Rücken, schwamm öfters eine ganze Zeit so, konnte aber wieder in die Bauchlage zurückgelangen. Am Boden lag das Tier ausnahmslos in Bauchlage. Ein geringes seitliches Abweichen des Schnittes in den hinteren caudalen Partien rief ähnliche Erscheinungen hervor wie gleichseitige Durchtrennung des Octavus. Bei einigen Tieren wurde ein Octavus durchschnitten und die Medulla hinter dem Vagusaustritte gleichseitig oder gekreuzt bis zur Mitte durchtrennt. Der Erfolg war in beiden Fällen gleich, es kamen Rollanfälle und Stellungsänderungen der Flossen in Betracht. Aus diesen Versuchen ist zu folgern, daß die beiderseitigen absteigenden Bahnen des Vestibularis (oder die Kerne) sich in den mittleren Teilen der Medulla durchmischen und auf beiden Seiten des Rückenmarkes gekreuzte und ungekreuzte Faserzüge des Vestibularis vorhanden sind.

Frösche liegen nach erfolgter Abtragung des vorderen Teiles des Nackenmarkes nach Steiner platt am Bauche; bemerkenswert ist, daß bei ihnen der Umdrehreflex aufgehoben ist und daß alle Drehreflexe verschwunden sind. Legte Steiner einseitige Schnitte durch das Nackenmark knapp hinter dem caudalen Kleinhirnrande an, so sprangen die Frösche senkrecht in die Höhe und überschlugen sich zur verletzten Seite. Rollbewegungen zur verletzten Seite konnten sich anschließen. In Ruhe war anfangs eine starke Schiefhaltung bemerkenswert, ähnlich wie nach einseitiger Labyrinthexstirpation. Der Kopf war so stark nach der verletzten Seite gedreht, daß seine Querachse fast senkrecht stand; die Extremitäten der gesunden Seite waren gestreckt und abduziert, so daß auch die ganze entsprechende Körperseite gehoben war. Diese Extremitätenstellungen dürften wohl auch hier erst eine sekundäre Folge sein, ausgelöst durch Halsmuskelreceptoren infolge der Kopfdrehung. Im Wasser machten solche Frösche Manegebewegungen zur gesunden Seite, die oft ganz plötzlich durch Rollbewegungen nach der verletzten Seite abgelöst wurden. Diese schweren Symptome verminderten sich im Laufe der Zeit, waren aber immer noch deutlich nachweisbar. Einseitige Schnitte im Nackenmarke knapp oberhalb der Spitze des Calamus scriptorius riefen keine Gleichgewichtsstörungen hervor.

Einseitige Durchschneidungen des Nackenmarkes knapp hinter dem Kleinhirne bei Lacerta viridis erzeugten nach Steiner Kreisbewegungen zur gesunden Seite, welche von Rollbewegungen nach der operierten Seite unterbrochen wurden.

Bei Schildkröten ist nach Abtrennung der Medulla oblongata die Fähigkeit, sich aus der Rückenlage umzudrehen, endgültig verlorengegangen (BICKEL).

HERTLING[1] beschreibt eine im Freien gefangene Blindschleiche, welche eine Neigung und Verdrehung des Kopfes nach rechts und eine Torsion des vorderen Körperteiles aufwies. Auch Rollbewegungen nach rechts waren zu beobachten. Manchmal nahm das Tier eigenartig verschlungene, kataleptische Stellungen ein. Das Kriechen war sehr langsam und ungeschickt, ganz besonders auf glatter Unterlage behindert. Die Drehreflexe waren im allgemeinen normal. Es handelte sich um eine Verletzung in dem Basalteile der rechten Medullahälfte in der Gegend des Octavuseintrittes, die nach HERTLINGS Meinung möglicherweise vornehmlich die Bahnen der rechten Utriculusmacula betreffen soll.

4. Anhang.

Die sog. tierische Hypnose und die Körperhaltung und Körperstellung.

Ohne auf dieses interessante Problem und die damit zusammenhängenden Fragen näher einzugehen[2], soll es hier nur deshalb kurz erörtert werden, weil durch die eigentümlichen Starrezustände alle normalen Haltungs- und Stellreflexe gewissermaßen völlig unterdrückt werden können und die Tiere in der ihnen aufgezwungenen Lage lange verharren können. Man kann bei diesen hypnoseartigen Zuständen (reflektorischen Immobilisationszuständen nach R. W. HOFFMANN) im allgemeinen zweierlei Arten unterscheiden: vorwiegend hypotonische Akinesien und hypertonische Akinesien (MANGOLD[3]). Die Auslösung erfolgt auf sehr verschiedene Weise: durch rasche, ruckartige Bewegungen, Umdrehen, Streichen der Haut usw.; siehe die Methodik in der Zusammenfassung von MANGOLD, R. W. HOFFMANN und den dort angeführten Spezialarbeiten. Es handelt sich offenbar um Zustandsänderungen, welche durch Erregungen reflektorisch hervorgerufen werden und in einer zentralen Hemmung von Ortsbewegung, Lagekorrektion usw. bestehen (MANGOLD); dabei können bestimmte Veränderungen des Muskeltonus, der Reflexerregbarkeit und der Sinnesfunktionen eintreten. Die Eignung zum Überführen in solche hypnoseartige Zustände ist je nach Tierart und Tierklasse sehr verschieden. Das Erwachen erfolgt entweder spontan — die Dauer der Erscheinung ist dabei auch sehr wechselnd — oder infolge Einwirkung verschiedener Reize.

An Fischen wurden sog. hypnotische Akinesien von KREIDL[4] an Goldfischen, Schleien, Rotfedern, Forellen und Haien erzeugt. Nach Umdrehen in Rückenlage und Festhalten für einige Sekunden können die Fische, wenn sie irgendwie gestützt sind, die Rückenlage beibehalten und sinken ohne jedes Korrektionsbestreben schlaff zu Boden, bis sie wieder erwachen und in normaler Haltung davonschwimmen. Bei Haien konnte Bewegungslosigkeit auch außerhalb des Wassers erzeugt werden. BABÀK[5] zeigte, daß die Rückenlage kein unbedingtes Erfordernis ist, beim Schlammpeitzger und Anabas scandens gelangen die Akinesien auch in Bauchlage.

Schlaffe Akinesien bei Amphibien wurden an Tritonen schon von CZERMAK und PREYER, an Fröschen von PREYER, DANILEWSKI, HEUBEL und später von MANGOLD auch an Bombinator igneus beschrieben. Hypertonische Starrezustände kann man nach dem bekannten Experimente VERWORNS[6] am besten nach Großhirnexstirpation an Fröschen durch Reiben der Seiten- oder Rückenhaut

[1] HERTLING, H.: Pflügers Arch. **202**, 301 (1924).

[2] S. diesbezüglich HOFFMANN, W. R.: Dieses Handb. **17**, 690—714. H. DEXLER, Hypnose der Tiere. Enzyklopaedie von Wirth u. Stang. Bd. IV. Wien 1927.

[3] MANGOLD, E.: Die tierische Hypnose. Erg. Physiol. **18**, 79—117 (1920).

[4] KREIDL, A.: Pflügers Arch. **164**, 441 (1916).

[5] BABÀK, E.: Pflügers Arch. **166**, 203 (1916).

[6] VERWORN, M.: Pflügers Arch. **65**, 63 (1897).

auslösen. Weitbrecht[1] fand diese Reflexe vor allem an Weibchen ausgeprägt und sieht darin eine biologische Bedeutung für die Paarung. Löhner[2] beschreibt an Bombinator igneus den sog. „Kahnstellungsreflex"; die Feuerunke hebt bei Ergreifen und Wiederloslassen, Erschütterung oder Anblasen usw. die vorderen und hinteren Extremitäten und biegt dabei den Körper so durch, daß er nun auf der Mitte der Bauchfläche ruht. Ähnliches beschreibt ten Cate[3] bei Triton cristatus.

Von den Reptilien sind die Experimente an der ägyptischen Brillenschlange bekannt. Verworn konnte an Eidechsen und Ringelnattern, Danilewski an jungen Krokodilen durch Rückenlage Bewegungslosigkeit erzeugen.

Am ältesten sind die sog. Hypnoseversuche an Hühnern, seit Schwenter und Kircher als das klassische Experimentum mirabile bekannt. Jedoch müssen dabei nicht alle Haltungsreflexe erloschen sein, wie die Versuche von Czermak beweisen, der fand, daß „der Kopf wie von einer unsichtbaren Hand festgehalten, in seiner ursprünglichen Orientierung im Raume verblieb", wenn er seine Hühner auf den Rücken wälzte. Hypnoseähnliche, bewegungslose Zustände werden übrigens bei Tauben erzeugt, wenn man denselben mittels Kopfkappen die Augen verdeckt; auch da sind alle Haltungsreflexe und auch alle vestibulären Reflexe erhalten. Gerade deshalb wurde die Kopfkappe von einer Anzahl von Forschern (Breuer, Cyon, Trendelenburg, Borries usw.) als ein bequemes Hilfsmittel zum Studium der verschiedenen Reflexe spez. an Tauben verwendet. Die hypnotischen Akinesien wurden weiter speziell von Szymanski, Mangold u. a. an verschiedenen Vogelarten studiert; dort sind Details über die Auslösungart, Dauer, Unterbrechung und die verschiedene Eignung der einzelnen Vögel zu finden.

5. Schematisches Übersichtsbild über das Zusammenwirken der einzelnen Faktoren bei der Körperstellfunktion und der physiologischen Gleichgewichtserhaltung.

Hier soll der Versuch gemacht werden, auf Grund der angeführten, analysierenden Einzelbefunde einen, wenn auch schematischen und unvollkommenen, Einblick in das Gesamtgetriebe der Körperstellung und Gleichgewichtserhaltung unter normalen, physiologischen Bedingungen zu gewinnen.

Es konnte immer wieder gezeigt werden, daß jene wichtigen Funktionen keineswegs an ein einziges Sinnesorgan geknüpft sind. In der Zeit der großen Entdeckungen der so verwickelten und verblüffenden Auswirkungen der Labyrinthe war man nur zu leicht geneigt, die Bedeutung derselben weit zu überschätzen; aus jener Zeit stammt die Bezeichnung „statisches Organ" für den Vestibularapparat. Wir müssen heute eine solche Bezeichnung irreführend nennen, ohne aber dabei die sicher wesentliche Bedeutung des Vestibularapparates zu verkennen. Gewiß leiten vielfach die Labyrinthe durch die sog. labyrinthären Stellreflexe die Aufrichtung und Überführung der verschiedensten Tiere in die Normallage ein, gewiß spielen die Reflexerfolge der labyrinthären Receptoren bei mannigfachen Beanspruchungen eine sehr bemerkenswerte Rolle bei der physiologischen Gleichgewichtsbalance; doch haben die labyrinthären Reflexe in der Regel sekundäre Reflexe zur Folge, ganze Ketten andersartiger Reflexe schließen sich an. Dann gibt es aber auch eine Körperstellung und eine Gleichgewichtsbalance *ohne* Labyrinthe. Es ist ja auch nicht zu verwundern, sondern

[1] Weitbrecht, E.: Z. Biol. **70**, 413 (1920).
[2] Löhner, L.: Pflügers Arch. **174**, 324 (1919).
[3] Ten Cate, J.: Arch. néerl. Physiol. **12**, 213 (1927).

erscheint nur selbstverständlich, daß noch andere wichtige regulierende Mechanismen bestehen, daß die so enorm bedeutsamen Funktionen nicht auf eine einzige Karte gesetzt sind. Alle jene anderen Faktoren auszuschalten und so die Einwirkung der Labyrinthe allein festzustellen, das ist freilich schlechterdings unmöglich; die Eingriffe wären viel zu schwer und würden auch gemeinsame Endstrecken mit den Labyrinthen vernichten. Man darf darum aber, wie es scheint, die Bedeutung der Labyrinthe — hier gelingt die gesonderte Entfernung recht leicht — nicht übertreiben. Ganz gewiß ist auch der Einfluß der Labyrinthe bei verschiedenen Tierklassen recht wechselnd, wobei aber keineswegs an eine prinzipielle Umstellung der Funktion derselben gedacht werden soll.

Beim normalen Tier liegt anscheinend das Wesen der Körperstellung und Gleichgewichtserhaltung in dem Zusammenwirken der einzelnen Faktoren, in den „Korrelationen". Wollen wir diese überblicken, dann sind wir allerdings gezwungen, oft künstliche Synthesen aus unseren Einzelergebnissen vorzunehmen, wobei wir leicht fehlen können. Zu viele der Probleme sind ja noch nicht gelöst, meist eben erst angeschnitten. Unser Bild kann also nur lückenhaft, unsicher skizziert bleiben.

Ein Fisch (Teleostier) liege ruhig im Wasser; er braucht nicht abzusinken, wird in einer bestimmten Höhenlage automatisch erhalten. Die Schwimmblase wirkt in diesem Falle nach Baglioni als Regulationsorgan. Dieser Fisch befände sich physikalisch in einem labilen Gleichgewicht; um nicht umzufallen, muß eine ständige physiologische Balance da sein. Diese Balance wird sofort sichtlich, wenn auf das Tier — angenommen plötzlich — eine Kraft einwirkt, die ein Drehmoment nach der Seite erzeugt, ihn also zur Seite neigt. Dann werden dynamisch durch die Winkelbeschleunigung, wenn sie überschwellig ist, und offenbar auch statisch infolge der Lageänderung zur Schwerkraft, Reflexe erzeugt. Beim Fisch äußern sie sich in Flossenbewegungen, die so gerichtet sind, daß sie ein umgekehrtes Drehmoment erzeugen, den Fischkörper also wieder aufrichten. Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse, wenn Kräfte auftreten, die den Fischkörper nach vorne oder hinten zu neigen suchen. Versuchen bestimmte seitlich wirkende Kräfte (Wasserströmungen) einen geradeaus schwimmenden Fisch aus seiner Bahn abzulenken, dann kann auch hier die Labyrinthreizung zu Bewegungen der Schwanzflosse führen, welche die Ablenkung aus der Schwimmbahn zu kompensieren trachten. Näheres darüber hat Steinmann ausgeführt, der aber schon in diesen Fällen an ein Mitwirken der Hautsensibilitätsorgane denkt. Es mögen hierbei auch optische Eindrücke einen gewissen Einfluß ausüben. Daß auch sonst optische Eindrücke mit der physiologischen Gleichgewichtsregulierung in Zusammenhang stehen, ist wenigstens für einige Fischarten mit Sicherheit festgestellt; ganz charakteristisch ist oft die Wirkung einseitiger Erblindung, die zu einer dauernden Schiefhaltung führen kann. Man beobachtet, daß Fische auch nach doppelseitiger Labyrinthentfernung, die dann im Wasser in jeder beliebigen Lage schwimmen, am Grunde angelangt, gewöhnlich alsbald die normale aufrechte Körperlage wiedergewinnen und erhalten. Es müssen hier zweifellos taktile Reize in Betracht kommen; es ist somit auch anzunehmen, daß solche auch unter normalen Verhältnissen mitspielen. R. Magnus hat derartige Erscheinungen bei Säugern „Körperstellreflexe auf den Körper" genannt; man mag sie auch unter die große Gruppe der sog. „stereotaktischen" Reaktionen einreihen können.

Verwickelter werden die Vorgänge bei höher organisierten Tierklassen, die nicht mehr allein im Wasser leben, sondern die zum Teil oder ganz an das Landleben angepaßt sind. Die Ausbildung typischer Extremitäten und die mehr oder minder deutliche Absetzung des Kopfes vom Rumpfe durch einen beweglichen

Hals schaffen andere Verhältnisse. Von der Gruppe der Amphibien und Reptilien, deren Verhalten in manchen Zügen große Ähnlichkeit besitzt, sei das von Greene und Laurens so genau untersuchte Amblystoma herausgegriffen.

Legt man ein normales Amblystoma auf den Rücken, so dreht es sich in die Normalstellung um. Eine genauere Analyse dieses Umdrehungsvorganges würde etwa folgende Phasen herausgreifen lassen: Zunächst erfährt der Kopf eine Drehung nach einer Seite gegen die Normallage hin; das ist ein Stellreflex von den Graviceptoren der Labyrinthe, der aber beim Amblystoma wohl auch vom Gesichtssinne beeinflußt zu werden scheint. Kurz, es besteht die Tendenz zum Aufrichten des Kopfes. Infolge der Schiefhaltung des Kopfes nehmen aber die Labyrinthe eine asymmetrische Lage zur Schwerkraftrichtung ein, die aller Wahrscheinlichkeit nach eine ungleiche Tonusverteilung an den Extremitäten, an der Hals- und Rumpfmuskulatur zur Folge hat. Eine solche dürfte übrigens auch unterstützend von den Receptoren der Halsmuskulatur mitbewirkt werden, welche durch die (labyrinthäre) Verdrehung des Kopfes gegen den Rumpf beansprucht werden. Das bedeutet, daß der Kopfdrehung eine Rumpfdrehung, sich von vorne nach hinten allmählich entwickelnd, folgt, wobei die Extremitäten der Kopfdrehseite gleichzeitig gebeugt und adduziert, die schon höher liegenden Extremitäten der anderen Seite extendiert und abduziert gehalten werden. Auf diese Weise gerät nun das Tier nach und nach in die Seitenlage, wo nun auch noch asymmetrische Druckreize die Weiterabwicklung des ganzen Umdrehungsvorganges unterstützen und beschleunigen könnten. Zuerst erreicht der Kopf, der immer voranzugehen scheint, die Normallage, bis auch schließlich der Körper mit den Extremitäten seine übliche Bodenstellung gewonnen hat. Mit der Annäherung des Kopfes an die Normallage nehmen naturgemäß die asymmetrischen Labyrinthwirkungen mehr und mehr ab, mit der Einstellung des Rumpfes und Geradsetzung des Halses auch die asymmetrischen Halsreflexwirkungen mit ihren Folgen, so daß allmählich eine ganz normale symmetrische Tonusverteilung resultiert. Inwieweit bei dem Umdrehungsvorgange auch dynamische Reflexe mitspielen, was nicht unwahrscheinlich ist, läßt sich zur Zeit kaum absehen.

Es ist klar, daß bei den verschiedenen Bewegungsleistungen (Gehen, Springen) noch sehr viel höhere Ansprüche an die gleichgewichtsregulierenden Mechanismen gestellt werden. Wollten wir auch hier versuchen, ein Schema zu entwerfen, so müßten wir uns ganz auf das Gebiet der Spekulation begeben; es mag darum lieber unterbleiben. Die moderne Kinotechnik, speziell die Zeitlupenaufnahmen, vermögen da manchen wesentlichen Fortschritt anzubahnen, und es ist eigentlich verwunderlich, daß dieser, allerdings mühsame und mit großen Kosten verbundene Weg bisher so wenig beschritten bzw. ausgenützt worden ist.

Von ganz hervorragender Bedeutung ist die Körperstellung und die Gleichgewichtserhaltung bei den Vögeln. Gerade bei diesen Tieren, die sich auf Land, in der Luft und zum Teile auch auf Wasser aufhalten und fortbewegen können, sind ja die Ansprüche ganz besonders groß. So ist auch hier der Mechanismus ganz besonders verwickelt und deshalb auch noch am unübersichtlichsten.

In sehr schöner Weise haben Kleitman und Koppányi das Aufstehen aus der Rückenlage bei Rassehühnern beobachtet und beschrieben:

Legt man ein Huhn auf den Rücken, so dreht sich zunächst der Kopf nach einer Seite, es treten tonische Halsreflexe an den Flügeln und Beinen auf; der Flügel der Kopfdrehseite wird extendiert und abduziert, das gleichseitige Bein in die Luft ausgestreckt. Dann fällt das Tier — es dürfte hierbei auch eine mechanische Schwerpunktsverlagerung maßgebend sein — auf den ausgestreckten Flügel zur Seite. Nun wird der Kopf aus der Seitenlage in die Normalstellung

überführt (Labyrinthstellreflex, wahrscheinlich optisch unterstützt), der Körper wälzt sich weiter nach der Seite und gerät allmählich auf die Beine. Daß der Kopfstellreflex den ganzen Umdrehungsvorgang ursächlich einleitet, geht daraus hervor, daß Hühner praktisch unbegrenzt lange auf dem Rücken liegen bleiben, wenn man den Kopf mit dem Schnabel nach aufwärts fixiert hält.

Kleitman und Koppányi haben diese Erfahrung einem interessanten Versuche zugrunde gelegt. Mit Hilfe von Bandagen hielten sie bei Hühnern den Kopf in dieser Lage fest und reizten sie in Rückenlage kräftig. Unter sehr heftigen Anstrengungen kamen solche Hühner gelegentlich auf die Beine, aber auf eine ganz andere Weise als sonst. Die Hühner streckten die Beine kräftig aufwärts und vorwärts über den Kopf, so daß sie schließlich nach vorne überkollerten und dadurch zum Stehen kamen. Niemals erfolgte das Aufstehen durch Drehung um die Längsachse.

Auch der interessanten Tatsache muß hier gedacht werden, daß Hühner mit zwischen den Beinen festgehaltenem Kopfe nach rückwärts laufen.

Läßt man Hühner, Tauben aus geeigneter Höhe mit dem Rücken nach unten fallen, so drehen sie sich spontan um. Es ist kein Zweifel, daß unter normalen Verhältnissen auch Stellreflexe hier eine bemerkenswerte Rolle spielen. Doch ist hier nicht zu vergessen, daß rein mechanische Momente bei ausgebreiteten Flügeln, wie Bethe gezeigt hat, allein schon zum Umdrehen führen können.

Auf die Verhältnisse während des Fluges ist an anderer Stelle genauer eingegangen worden. Es wäre wohl verkehrt, dabei nicht von aerodynamischen Prinzipien auszugehen, von denen hier das Stabilitätsproblem besonders interessieren würde. Derartige Betrachtungen lehren, das naturgemäß auch für den fliegenden Vogel die bei starren Flugzeugen gewonnenen Erfahrungen gelten müssen. Damit wird der Vogel keineswegs als fliegende Maschine aufgefaßt, er muß im Gegenteil allen starren Systemen durchaus überlegen sein. Der Vogel hat auch physiologische, das Gleichgewicht regulierende Mechanismen. Es sei hier nur an die Kippreflexe erinnert, die der Regulationsfunktion der Labyrinthe zur Seite stehen. Funktionsfähige Labyrinthe oder Labyrinthteile sind allerdings Voraussetzung für das Flugvermögen; ohne Labyrinthe kann ein Vogel aktiv nicht mehr fliegen. Groebbels hat schöne Versuche mit galvanischer Labyrinthreizung von Tauben im Fluge gemacht und dabei Interessantes feststellen können. Auf die große Wichtigkeit der Hinterwurzeln für eine rationelle Flügelbewegung zum Zwecke des Fluges weisen wieder die sorgfältigen Untersuchungen Trendelenburgs hin. Man kann darum wohl als sicher annehmen, daß es beim Fluge in ganz besonderer Weise auf ein klagloses Zusammenarbeiten, auf die Korrelationen der einzelnen Mechanismen ankommt.

In unserer Abhandlung wurde ausnahmslos von *reflektorischer Gleichgewichtsregulierung* gesprochen. Wir dürfen wohl ganz allgemein an dieser Auffassung festhalten. Das zeigt vor allem, daß jene Funktionen nach vollständiger Abtragung des Vorderhirnes mit der Hirnrinde, soweit eine solche bei unseren Tierklassen überhaupt vorhanden ist, ganz ungestört erhalten bleiben. Versuchen wir übersichtlich über die Lage der Reflexzentren ein Urteil zu gewinnen, so läßt sich etwa feststellen, daß sie nicht vor dem Mittelhirne liegen. Den basalen Mittelhirnteilen dürfte bei der Körperstellung und Gleichgewichtsbalance als übergeordnete Zentren die Hauptaufgabe zufallen. Betreffs der so heftig umstrittenen Rolle des Kleinhirns sei auf die oben gegebenen Ausführungen verwiesen.

Es schien dem Schreiber bei der Schwierigkeit und Heterogenität des vorliegenden Arbeitsgebietes durchaus geboten, sich fast ausschließlich an Tatsachen zu halten und Spekulationen möglichst zu vermeiden, ein Prinzip, von dem er nur wenig abgewichen zu sein vermeint.

Correlation der Bewegungen.

1. Ruhelagen, Gehen, Laufen, Springen.

Mechanik des menschlichen Körpers
(Ruhelagen, Gehen, Laufen, Springen).

Von

Wilhelm Steinhausen

Greifswald.

Mit 74 Abbildungen.

Zusammenfassende Darstellungen.

Amar, J.: Le moteur humain. 2. Aufl. Paris: Dunod 1923. — Le rendement de la machine humaine. (Der Wirkungsgrad der menschl. Maschine.) Paris 1909. — Amberger, G. W.: Der Lauf. Leipzig: Grethlein. — Arnold, A.: Bibliographie des gesamten seit 1911 erschienenen Schrifttums über Sportmedizin. Berlin 1927. Ergänzung 1929. — Atzler: Körper und Arbeit. Handb. d. Arbeitsphysiologie. Thieme 1927. — v. Baeyer: Bewegungslehre für den Praktiker. Leibesübgn. **1925**, 155. — v. Bardeleben: Mechanik des menschlichen Körpers. „Natur u. Geistesw." Nr. 423. Teubner. — Bernstein, N.: Untersuchungen über die Biodynamik des Ganges und Laufes. Arb. d. wiss.-techn. Komitees d. V.-Kommiss. f. Verkehr, Lief. 63. Moskau 1927 (russisch). Eine Zusammenfassung der wesentlichen Resultate der Arbeit in deutscher Sprache wurde mir von Herrn Bernstein liebenswürdigerweise zur Verfügung gestellt, wofür ich auch an dieser Stelle ihm meinen besten Dank ausspreche. — Boegle, C.: Über den Mechanismus des menschlichen Ganges. München 1885. — Borellius, Joh. Alph.: De motu animalium. Lugduni Batavorum 1679. — Braune, W. u. O. Fischer: Der Gang des Menschen I—VI (1895—1904). Veröffentlicht in den Abh. sächs. Ges. Wiss.: **21**, 153—322 (1895); (O. Fischer allein): **25**, 1—130 (1899); **26**, 87—170 (1900); **26**, 471—556 (1901); **28**, 321—418 (1904); **28**, 533—617 (1904). Die Abhandlungen werden im folgenden einfach mit Braune u. Fischer bzw. Fischer Gang I bis VI bezeichnet werden. — Demeny, G.: Mécanisme et éducation des mouvements. Paris 1905. 5. Aufl. Paris: Alcan 1924. — du Bois-Reymond, R.: Zur Physiologie des Springens. Arch. Anat. u. Physiol., Suppl. **1905**, 329—340 — Spezielle Muskelphysiologie oder Bewegungslehre. Berlin 1903 — Gelenkbewegungen. Erg. Physiol. **1907**, 244—261 — Spezielle Bewegungslehre mit Überblick über die Physiologie der Gelenke. Nagels Handb. d. Physiol. **4**, 564 (1909) — Physiologie der Bewegung. Wintersteins Handb. d. vergl. Physiol. **3** I, 1 (1914) — Physiologisch-mechanische Betrachtungen über Haltung und Bewegung des menschlichen Körpers. Atzlers Handb. Körper u. Arbeit, S. 95—112 (1927). — Duchenne, G. B.: Physiologie des mouvements. Paris 1867. Deutsch von Wernicke. Kassel u. Berlin 1885. — Fick, A.: Spezielle Bewegungslehre. Hermanns Handb. d. Physiol. I, 2, 239 (1879). — Fick, R.: Handb. d. Anatomie u. Mechanik d. Gelenke, 3 Bde. Jena 1904—1911. (K. v. Bardelebens Handb. d. Anatomie **2**.) — Übersicht über die Fragen der Gelenk- und Muskelmechanik. Z. orthop. Chir. **51**, 320 (1929). — Fischer, E. u. W. Steinhausen: Allgem. Physiol. der Wirkung der Muskeln im Körper. Dieses Handbuch **8**, 1, 619—654. — Fischer, O.: Theoretische Grundlagen für eine Mechanik der lebenden Körper. Berlin: Teubner 1906 (mit Literaturangabe über seine eigenen und andere Arbeiten) — Physiologische Mechanik. Encyklop. d. math. Wiss. **4** II, 2, H. 1 (enthält vollständige Literaturangabe) — Der Gang des Menschen. Siehe unter Braune, W. u. O. Fischer — Methodik der speziellen Bewegungslehre. Tigerstedts Handb. d. physiol. Meth. **2** III, 120 (1911) (enthält vollständige Literaturangabe bis 1909) — Medizinische Physik. Leipzig 1913. — Gilbreth, F. u. L.: Motion study 1911. Applied motion study 1917. New York. Ausgabe 1919. — Grammel, R.: Theoretische Grundlagen der Gelenkmechanik. Abderhaldens Handb. d. biol. Arbeitsmeth. **5** V A 2, 245 (1924). — Hoke, R. J.: Die athletischen Sprungübungen. Oldenburg: Stalling. — Junk: Tabulae biologicae **1**, spez. 70—85 (1925). — Kohlrausch, E.: Physik des Turnens. Hof 1887. — Kollmann, J.: Mechanik des mensch-

lichen Körpers. Naturkräfte **13**. München 1874. — LAGRANGE, F.: Physiologie der Leibesübungen. Eugen Diederichs 1912. — LINDHARD, J.: Den almindelige Gymnastikteori **1—3**, 2. Aufl. 1918—1921 (dänisch) — Den specielle Gymnastikteori. Kopenhagen 1918 (dänisch). — MAGNUS, R.: Körperstellung. Berlin: Julius Springer 1924. — MANG, L.: Lauf, Sprung, Wurf. Wien u. Leipzig: Pichlers W. — MAREY, E. J.: Le mouvement. Paris 1894 — La machine animale. Paris 1873 — Emploi des photographies partielles pour étudier la locomotion de l'homme et des animaux. C. r. Acad. Sci. Paris **96** I (1883). — MAREY u. DEMENY: Mesure du travail mécanique éfféctué dans la locomotion de l'homme. C. r. Acad. Sci. Paris **101**, 205 (1885); **103** (1886); **105** (1887). — MAREY: Analyse du mécanisme de la locomotion au moyen d'une série d'images photographiques recueillies sur une même plaque et représentant les phases successives du mouvement. C. r. Acad. Sci. Paris **79** (1874); **95** (1882); **96**, **97** (1883); **98**, **99** (1884); **100** (1885); **126** (1898). — v. MEYER, G. H.: Die Statik und Mechanik des menschlichen Knochengerüstes. Leipzig 1873. — MOLLIER: Plastische Anatomie. Die konstruktive Form des menschlichen Körpers. Bergmann 1924. — MÜLLER, JOHANN: Die Leibesübungen. 5. Aufl. Teubner 1928. — MUYBRIDGE, E.: Animal locomotion. An electrophotographic investigation of consecutive phases of animal movements. 783 Tafeln. Philadelphia 1887 — The science of animal locomotion. Philadelphia 1891 — Animals in motion. London 1899. — RECKLINGHAUSEN, H. v.: Gliedermechanik und Lähmungsprothesen. Berlin 1920. — RICHER, P.: Physiologie artistique de l'homme en mouvement. Paris: Doin 1895. — RICHER in WEISS, G.: Traité de physiol. biol. **1**. Paris 1901. — SCHMIDT, F. A.: Unser Körper. 6. Aufl. Leipzig 1923. — STEINHAUSEN, W.: Siehe unter E. FISCHER und W. STEINHAUSEN. — STRASSER, H.: Lehrbuch der Muskel- und Gelenkmechanik. 1907/08. — VIERORDT, H.: Das Gehen des Menschen in gesunden und kranken Zuständen. Tübingen 1881. — WACHHOLDER, K.: Willkürliche Haltung und Bewegung. Bergmann 1928 — Erg. Physiol. **26**, 568—775 (1928). — WEBER, W. u. E.: Mechanik der menschlichen Gehwerkzeuge. Göttingen 1836. (Vgl. auch W. WEBER: Ges. Werke **6**. Berlin 1894.) — ZUNTZ u. SCHUMBURG: Physiologie des Marsches. Berlin 1901.

Unter einer *Mechanik des menschlichen Körpers* wird man die Darstellung der Gesetzmäßigkeiten, die die Ruhelagen und die Bewegung des menschlichen Körpers beherrschen, zu verstehen haben.

Faßt man den Begriff Mechanik nicht zu eng, sondern versteht darunter die Gesetze aller Ursachen für die Ruhe- und Bewegungserscheinungen am menschlichen Körper, so würde eine solche Mechanik eine Anatomie und Physiologie der Gelenke, der Knochen, der Muskeln und der Innervation, soweit sie sich auf die Ruhe- und Bewegungserscheinungen beziehen, zu umfassen haben. Auch einige Kapitel gewisser angewandter Wissenschaften, so der Orthopädie, der Arbeitsphysiologie und der Sportkunde, würden dazu gehören.

Die Ausarbeitung einer so definierten Mechanik des menschlichen Körpers wird von verschiedenen Seiten aus betrieben. Neben rein wissenschaftlichen Disziplinen beteiligen sich dabei in größerem oder geringerem Umfange auch Praktiker.

Besonders die Sport- und Gymnastikkunde, die in ihren praktischen Anwendungen auf die Massen wirken will, fühlt ein großes Bedürfnis, eine Mechanik des menschlichen Körpers zu schaffen. Dem Bedürfnis entspricht aber nicht immer die Möglichkeit zu seiner Befriedigung. In dem Werk „Künstlerische Körperschulung" von PALLAT und HILKER[1] haben die Leiter der großen Sport- und Gymnastikschulen und ihre geistigen Führer (DUNCAN, DALCROZE, MENSENDIECK, LOHELAND, BODE, HEDWIG HAGEMANN, v. LABAN, MARY WIGMAN, KLAGES usw.) über ihre theoretischen Ansichten Referate abgegeben. Es möge aus dem interessanten Beitrag zur geistigen Einstellung großer Teile der für die körperliche Erziehung tätigen Kreise folgendes Zitat[2] von B. M. MENSENDIECK angeführt werden:

„Somit lehre ich sie (die Schülerinnen) ihren Körper kennen:

1. in architektonischer Beziehung (Skelettkenntnis);
2. in anatomischer Beziehung (Muskel- und Gelenkkenntnis);
3. in Physiologie (Kenntnis der Muskelfunktion);
4. in Mathematik (d. h. ich unterrichte sie in Analyse und Synthese der alltäglichen Bewegung, indem ich ihnen annähernd wissenschaftlich erkläre, nach welchen mechanischen und physikalischen Gesetzen a priori ihre einfachsten Bewegungen entstehen und sich vollziehen)."

---

[1] PALLAT, L. u. F. HILKER: Künstlerische Körperschulung. Breslau: Hirt 1926.

[2] MENSENDIECK: a. a. O. S. 41.

Es scheint so, als ob hier etwas gelehrt wird, worum sich die Physiologie seit Jahrzehnten, ja seit dem Beginn einer exakten physiologischen Forschung vergeblich bemüht hat.

Bei genauer Prüfung ergibt sich aber, daß die von den Gymnastikschulen vorgetragenen Lehren[1] doch nicht die feste wissenschaftliche Grundlage haben, die ihre Verkünder ihnen beimessen. Es hängt dabei allerdings die gegenseitige Verständigung wesentlich von der Bedeutung des Wortes „annähernd" ab.

Die Aufgabe, eine *exakte Mechanik* des menschlichen Bewegungsapparates aufzustellen, also alle Gründe und Ursachen für die beobachteten Bewegungserscheinungen abzuleiten, wird offenbar immer schwieriger, je höher man die Anforderungen an die Exaktheit der Lösungen stellt.

In der *Mathematik* ist das Drei-Körper-Problem, d. h. das Problem, wie sich drei Punkte, die sich allein im Weltenraum befinden, bewegen, noch nicht exakt gelöst.

Beim *menschlichen Körper* handelt es sich um ein System, das unendlich viel komplizierter gebaut ist. Der menschliche Körper besteht aus 213 einzelnen gegeneinander mehr oder weniger beweglichen Knochen und 322 mit besonderem Namen getauften Muskeln[2], von denen jeder durchschnittlich aus einigen tausend Einzelindividuen (Fasern) besteht. Die Muskelfasern wieder können ihre Länge und Spannung in der Zeit verändern nach Gesetzen, deren einfachste Grundlage noch kaum aufgehellt ist. Es ist deshalb sehr unwahrscheinlich, daß man an einem solch ungeheuer komplizierten System die Bewegungsvorgänge mit primitiven Hilfsmitteln wirklich exakt beschreiben und erklären könnte.

Angenommen weiter, man hätte für einen bestimmten Menschen die Analyse durchgeführt, so wird die Analyse bei Übertragung auf einen anderen Menschen eine vollkommen andere sein müssen, denn kein Mensch gleicht dem anderen, vielmehr findet man sehr große Unterschiede in den Proportionen sowohl wie in der Gesamtmasse und im ganzen Aufbau des Körpers.

Bei der Schwierigkeit der Aufgabe darf man sich nicht wundern, daß bis jetzt das Resultat trotz aller Bemühungen verhältnismäßig sehr dürftig gewesen ist.

Da auf der anderen Seite, wie bereits erwähnt, das Bedürfnis zur Aufstellung einer Mechanik des menschlichen Körpers recht groß ist, kann man verstehen, daß auch der Wissenschaftler u. U. in eine schwierige Lage gebracht werden kann. Er wird, gleich seinen weniger kritischen Mitarbeitern, die von der praktischen Seite an die Probleme herantreten, vielleicht versuchen wollen, eine Mechanik ohne die mühsamen analytischen Methoden, gewissermaßen durch irgendeine besondere Intuition[3] aufzustellen.

Eine solche *neue Methode* wurde von ernster wissenschaftlicher Seite vor kurzem empfohlen. Durch Einbeziehung des Studiums der *subjektiven Absichten* bei der willkürlichen Haltung und Bewegung soll es möglich sein, endlich aus der Sackgasse, in die die Mechanik des menschlichen Körpers geraten sei, herauszukommen.

In bezug auf diese Ansicht ist vielleicht darauf hinzuweisen, daß für die komplizierten Haltungs- und Bewegungszustände des menschlichen Körpers die Berücksichtigung der Bewußtseinsinhalte, also der subjektiven Absichten, vielleicht doch nicht die Bedeutung hat, die ihr zugesprochen wird; denn bekanntlich sind bei der willkürlichen Haltung und Bewegung die Bewußtseinsinhalte,

[1] Von der wissenschaftlichen Theorie der Bewegungserscheinungen ist die Lehre der praktischen Ausführung der Bewegungen streng zu unterscheiden. Man kann sehr wohl ein ausgezeichneter Sportsmann und auch Sportlehrer sein, ohne zu wissen, was ein Muskel ist. Vgl. dazu Braus: Pflügers Arch. **205**, bes. S. 160. Auch im folgenden werden wir darauf noch einmal einzugehen Gelegenheit haben (vgl. S. 226, 227).

[2] Braus, H.: Pflügers Arch. **205**, 155—163 (1924).

[3] Die Heranziehung der Ganzheitstheorie wäre vielleicht zeitgemäß.

die sich auf das Geschehen im menschlichen Körper beziehen, auffallend leer im Verhältnis zu der Mannigfaltigkeit des objektiven Geschehens.

Braus[1] führt in einer Arbeit, die einige grundlegende Gedanken für das Studium der willkürlichen Bewegung des Menschen enthält, als Beispiel für die Verschiedenheit von subjektiver Absicht und objektivem Geschehen das sog. Duchennesche Phänomen an.

Wenn man eine willkürliche Abspreizbewegung des Daumens ausführt, so kann man mit dem Zeigefinger der anderen Hand deutlich die Sehne des Musc. extern. carpi ulnaris an seiner Insertion an der Handwurzel auf der äußeren Seite der Hand sich anspannen fühlen. Bewußt gewollt ist eine Abduktion des Daumens, aber es werden Muskeln in Tätigkeit gesetzt, von deren Tätigkeit das Bewußtsein überhaupt nichts weiß.

Es ist das nur ein Beispiel für die vielfältige Erfahrung, daß das Bewußtsein über die mechanischen Vorgänge, aber auch andere Vorgänge im eigenen Körper im allgemeinen sehr schlecht orientiert ist.

Von dieser Seite aus die Probleme der Mechanik des menschlichen Körpers anzufassen, hat vorläufig wenigstens wenig Aussicht auf Erfolg. Man kommt dann zu Schlüssen, die subjektiv vielleicht recht eindrucksvoll, objektiv aber willkürlich erscheinen. Sie sind daher nur bindend für die Schule, aus der sie hervorgehen. So liest man in einem Buche, das die Grundelemente der *anthroposophischen Bewegungslehre* darlegen will, über Kopfhaltungen folgendes[2]:

„Der Kopf in seinen Haltungen und Bewegungen drückt das Verhältnis des Menschen zum Geistigen aus. Im allgemeinen ist es so, daß alles, was ein willensmäßiges Verhalten zum Geistigen darstellt, in einer Wendung oder Neigung des Kopfes nach der rechten Seite ausgedrückt wird. Von der Art, wie das geschieht, wie man die Muskeln dabei mehr oder weniger anspannt, und wo man diese Spannung innerlich ansetzen fühlt, hängt es ab, ob ein positives oder negatives Wollen zum Ausdruck kommt."

Zu einer umfassenden Mechanik des menschlichen Körpers gehören auch die Vorgänge im *Bewußtsein*. Man wird diesem Umstand einstweilen genügend dadurch Rechnung tragen, daß man diejenigen mechanischen Vorgänge zuerst zu analysieren versucht, die bewußtseinsmäßig besonders wichtig erscheinen, also die allgemeinen Ruhelagen, dann Gehen, Laufen, Springen. Die Bewußtseinsinhalte selbst zur Grundlage der Forschung zu nehmen, muß notwendigerweise auf Abwege führen aus Gründen, von denen oben einige erwähnt wurden.

Wenn man nicht darauf verzichten will, überhaupt eine wissenschaftlich begründete Mechanik des menschlichen Körpers aufzustellen, so bleibt nichts anderes übrig, als sie von *Grund aus aufzubauen* und sich damit abzufinden, daß vorläufig wenigstens nur Vorarbeiten für eine solche Mechanik geliefert werden können.

Der Weg, der dabei beschritten werden muß und beschritten wurde, ist durch die Arbeitsmethode in anderen naturwissenschaftlichen Disziplinen gegeben. Wie man bei der *Mechanik des Himmels* von zwei Seiten in exakter Weise an das Problem herangehen kann einmal, indem man die wirklich eintretende Bewegung möglichst genau registriert und daraus auf die wirkenden Kräfte schließt, oder indem man von allereinfachsten Modellen ausgeht und daraus die Vorgänge aufzubauen sucht, so muß man das auch bei der Mechanik des menschlichen Körpers tun. Es wird einmal darauf ankommen, die Bewegung des menschlichen Körpers so genau wie möglich zu registrieren. Die Beschreibung der Methoden wird deshalb in der folgenden Darstellung einen verhältnismäßig großen Raum einnehmen. Zum anderen wird man, von möglichst einfachen Modellen ausgehend, eine Er-

---

[1] Duchenne, G. B.: Physiologie der Bewegungen, S. 168. Deutsch von Wernicke. Kassel-Berlin 1885.

[2] Dubach-Donath, Annemarie: Die Grundelemente der Eurhythmie, S. 151. Dornach: Philos.-Anthrop. Verlag 1928.

klärung für die Ruhe- und Bewegungsvorgänge im Menschen suchen. Es kommt dabei wesentlich darauf an, daß man die Abstraktion, die man macht, in ihrer Wirkung in bezug auf die Abweichungen von der Wirklichkeit genau untersucht. Bei der Deutung der mechanischen Vorgänge ist somit ein wesentlicher Punkt die Fehlerberechnung.

Das Problem der Mechanik des menschlichen Körpers ist gelöst, wenn eine Synthese der beiden Forschungsmethoden gelungen ist, d. h. wenn man auf den beiden Forschungswegen, die eingeschlagen werden können, in der Mitte oder an irgendeiner Stelle der Wege zusammentreffen wird.

Allgemeine Aufgaben der Mechanik des menschlichen Körpers.

Die *physikalische Mechanik* geht bekanntlich von der Fiktion des Massenpunktes aus und läßt auf diesen Massenpunkt Kräfte einwirken. Es tritt dann im allgemeinen eine Bewegung auf. Man kann nun entweder aus der betreffenden Bewegung bzw. eventuell der Ruhe auf die wirkenden Kräfte oder aus den wirkenden Kräften auf die eintretende Bewegung schließen. Durch Hinzunehmen von weiteren Massenpunkten und Kräften lassen sich dann alle möglichen Bewegungserscheinungen an der Materie systematisch ableiten. Auch für die Mechanik des menschlichen Körpers sind die beiden Fragestellungen möglich. Und zwar kann gefragt werden:

1. Wenn der Aufbau des menschlichen Körpers und die auf ihn wirkenden äußeren und inneren Kräfte bekannt sind, wie kann aus einem Anfangszustand der folgende Bewegungszustand exakt abgeleitet werden? Oder anders ausgedrückt: Es ist der menschliche Körper und seine äußeren und inneren Kräfte gegeben, wie bewegt er sich? Die andere Fragestellung würde lauten:

2. Es ist der Aufbau des menschlichen Körpers gegeben und es sind seine Bewegungen registriert. Wie waren die äußeren und inneren Kräfte, die diese Bewegung hervorgerufen haben?

Spezielle funktionelle Anatomie.
Aufbau und Massenverteilung des Menschen.

Die Beantwortung beider Fragen hat zur Voraussetzung, daß man den Aufbau des menschlichen Körpers bis in die feinsten Einzelheiten kennt, daß man also die Masse und Massenverteilung in jeder Bewegungsphase genau definiert hat. Die *Anatomie* ist somit eine der Hauptgrundlagen der Bewegungsphysiologie.

Im Wesen der Anatomie liegt es aber, soweit es sich nicht um allgemeinste Untersuchungen handelt, daß sie nur am toten Körper studiert werden kann.

Die Bewegungen aber werden vom lebenden Körper ausgeführt.

Es dürfte ein seltener oder nie eintretender Fall sein, daß man bei der Analyse der Bewegung denselben Menschen einmal lebend und dann, ohne daß Veränderungen an der Masse und Massenverteilung vorgegangen sein könnten, als Leiche untersuchen könnte.

Man wird also den Menschen, den man in seinen Bewegungen studiert, niemals direkt anatomisch-morphologisch untersuchen können. Man ist vielmehr auf eine indirekte Methode angewiesen, d. h. man muß aus den Befunden an einer Leiche auf die morphologische Struktur des betreffenden lebenden Menschen schließen. Ein solcher Schluß ist immer mit Fehlerquellen verbunden. Und diese Fehlerquellen können die Exaktheit aller übrigen Messungen in Frage

stellen, wie es z. B. bei den O. FISCHERschen Untersuchungen der Fall war, worauf im folgenden noch einzugehen sein wird (vgl. z. B. S. 178).

Der gewöhnliche Weg, wie man über den Aufbau des menschlichen Körpers sich Rechenschaft gibt, ist also der, daß man aus den Befunden an der Leiche auf die morphologische Struktur der betreffenden lebenden Versuchsperson schließt. Dazu muß die Anatomie der Leiche möglichst genau bekannt sein. Unglücklicherweise ist gerade das, was für die physiologische Mechanik besonders von Wichtigkeit ist, nämlich die *Massenverteilung*, von den Anatomen nur in den seltensten Fällen untersucht worden. Die Anatomie beschreibt in der Hauptsache die Formen der Knochen, dann den Ansatz und Verlauf der Muskeln, Gefäße, Nerven und Eingeweide. Eine Auswiegung der einzelnen Körperteile findet in den seltensten Fällen statt. Darauf kommt es aber in der Bewegungsphysiologie sehr maßgeblich an.

So sind noch immer die Gewichtsbestimmungen, die O. FISCHER an fünf Leichen ausgeführt hat, die Standardwerte, mit denen die Bewegungsphysiologie rechnen muß. Von einer Wiedergabe der FISCHERschen Zahlen kann trotz ihrer grundlegenden Wichtigkeit abgesehen werden, da die Zahlen in den Tabulae biologicae von JUNK[1], die jedermann zugänglich sind, zusammengestellt sind.

Die Übertragung der FISCHERschen Werte auf eine beliebige Versuchsperson bedeutet, wie schon erwähnt, die Einführung einer u. U. alle übrigen Messungen in Frage stellende Fehlerquelle. Denn die Menschen sind ja nicht einander geometrisch ähnlich, vielmehr findet man Abweichungen in den Körperproportionen, an die Abb. 37 erinnern soll.

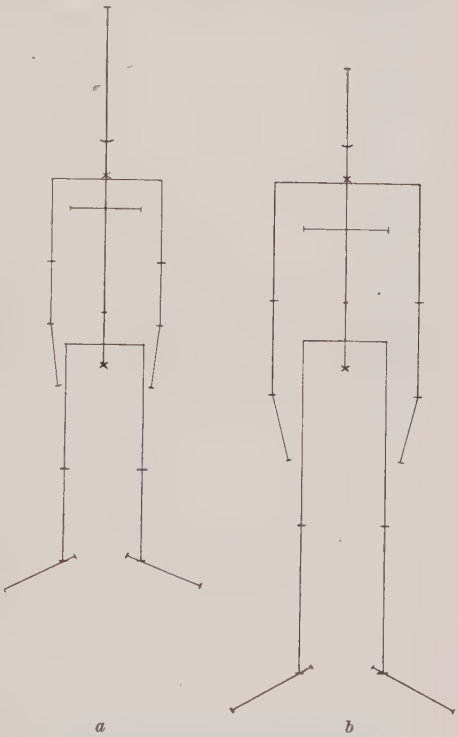


Abb. 37. Proportionsdiagramme: *a*) eines Kindes, *b*) eines erwachsenen Mannes auf gleiche Rumpflängeneinheit reduziert. (Nach BRAUS.)

Nur in ganz verschwindenden Ausnahmefällen hat man in der Mechanik des menschlichen Körpers bis jetzt die Verschiedenheit der Proportionen des Körpers in Rechnung stellen können.

Die *Anthropometrie* hat bis jetzt nur das Vorliegen von Proportionsvariationen feststellen können. Die Aufstellung von Gesetzen, nach denen für eine beliebige Versuchsperson die Proportionen abzuleiten wären, ist aber doch noch sehr in den Anfängen.

In der Abb. 37 sind die Proportionsveränderungen während des Wachstums dargestellt[2]. Um die Entstehung von Proportionstypenveränderungen klarzustellen, sei auf die folgende Abb. 38, die die Wade eines weißen Mannes und eines Negers nach MAREY schematisch darstellt, hingewiesen[3]. Zwar kann der Muskel in beiden Fällen, wie v. RECKLINGHAUSEN nachweist, physiologisch gleichwertig sein, der Schwerpunkt des Gliedes wird aber im ersten Fall sehr viel weiter nach oben liegen wie im zweiten Fall, so daß die Bewegungsbedingungen andere sein müssen.

Die Beobachtung der verschiedenen Verteilungsarten der Muskelmassen wird übrigens durch die derzeitige Frauenmode der kurzen Röcke sehr erleichtert.

---

[1] JUNK: Tabulae biologicae **1**, 86 u. f. (1925).
[2] Vgl. H. BRAUS: Lehrb. d. Anatomie d. Menschen **1**, 14 (1921).
[3] v. RECKLINGHAUSEN: Gliedermechanik und Lähmungsprothesen **1**, 45 (1920).

Die Ergebnisse der *Proportionslehre* müssen für die Mechanik des menschlichen Bewegungsapparates von großer Wichtigkeit sein. Leider steht die Forschung aber hier noch in den Anfängen und ist noch nicht genügend fortgeschritten, als daß sie Anwendung finden könnte auf die wirkliche Auswertung der Beobachtungen der Bewegungen.

Nur auf eine wichtige Tatsache, die SCHEIDT[1] gefunden hat, möge hier hingewiesen werden: Durch Serienmessungen über die *Schwerpunktslage* bei Sportsleuten hat er festgestellt, daß die individuelle Variation der Massenverteilung des Körpers im allgemeinen in den linearen Proportionen nicht in die Erscheinung tritt. Das würde besagen, daß die bis jetzt geübte anthropometrische Messung der Körperproportionen nach Längenmaßen und die Einteilung danach für die Massenverteilung, also für eine der Hauptgrundlagen der Mechanik des menschlichen Körpers ohne Belang ist. Nach SCHEIDT hängt die Massenverteilung wesentlich von anderen individuellen Merkmalen (Dichte der Knochen usw.) ab. Diese Feststellung ist insofern besonders bedauerlich, als sie der Mechanik des menschlichen Körpers die Möglichkeit nimmt, Bestimmungen über die Massenverteilung (Schwerpunkte usw.), die an einem bestimmten menschlichen Körper angestellt sind, durch einfache Umrechnung mit Hilfe anthropometrisch festgestellter Proportionsschlüssel auf andere menschliche Körper zu übertragen. Auf diese wichtigen Messungen von SCHEIDT werden wir noch zurückkommen (vgl. S. 184).

Abb. 38. Wade: *a*) des weißen Mannes, *b*) des Negers (nach MAREY). (Nach v. RECKLINGHAUSEN.)

Nur in einem Punkt ist man schon zu gewissen Resultaten gekommen, nämlich bei der Frage nach der Wirkung der Bewegungen auf die Proportionen des Körpers. Eine ausführliche Beschreibung der Resultate würde über den Rahmen unserer Darstellung hinausgehen. Es sei nur z. B. auf die Arbeiten von KOHLRAUSCH und MALLWITZ[2] hingewiesen, die den Zusammenhang von Körperformen und Leistung zum Gegenstand haben. Durch systematische Leibesübungen wächst der ROHRERsche Index der Körperfülle und es läßt sich aus dem Körperindex die Eignung für gewisse körperliche Leistungen feststellen. So haben Versuchspersonen mit einem ROHRERschen Index unter 1,2, also sog. asthenische Typen, besondere Begabung für den Lauf, während solche mit einem Index über 1,4 (pyknische Typen) mehr zu schwerathletischen Übungen hinneigen.

Die Methoden. Spezielle physiologische Mechanik.

Wie bereits auseinandergesetzt, fragt man in der Mechanik, wie ein Körper, dessen Aufbau bekannt ist, sich unter gegebenen Kräften bewegt, oder man

[1] SCHEIDT, W.: Z. Konstit.lehre **8**, 259—268 (1922).

[2] KOHLRAUSCH u. MALLWITZ: Über den Zusammenhang von Körperform und Leistung. Z. ges. Anat. Abt. Z. Konstit.lehre **10**, 444 (1924). — KOHLRAUSCH, W.: Über die Einflüsse funktioneller Beanspruchung auf Massenentwicklung erwachsener junger Männer. Ebenda **10**, 434—443 (1925).

fragt, wie die Kräfte beschaffen sind, die einem bekannten Körper einen beobachteten Ruhe- bzw. Bewegungszustand erteilen. Da für die Beantwortung dieser Frage in bezug auf den menschlichen Körper besondere Methoden ausgebildet wurden, soll zuerst über die Methoden und ihre Leistungsgrenzen gesprochen werden.

Wir wollen zuerst die Methoden, wie man die erste Frage beantworten könnte, untersuchen. Also es ist der Aufbau des Körpers in all seinen Einzelheiten als bekannt vorausgesetzt; und es sollen die Kräfte, die auf ihn und seine Teile wirken, bestimmt werden mit dem Ziel, daraus dann den zu erwartenden Bewegungszustand des Körpers zu bestimmen. Es handelt sich also darum, die auf den Körper wirkenden Kräfte zu bestimmen und die Gesetzmäßigkeiten abzuleiten, nach denen man aus dem Aufbau und den Kräften die Bewegung bestimmen kann.

Rein theoretische Methoden.

Man kann den menschlichen Körper in ein System von einzelnen starren Körpern sich zerlegt denken und die zwischen den einzelnen Teilkörpern wirkenden Kräfte und etwa noch vorhandene, von außen einwirkende Kräfte einführen.

Soweit es sich bei den inneren Kräften um Muskelkräfte handelt, ist es nur in den seltensten Fällen möglich, sie direkt zu messen. Aber aus den Angaben der Anatomie und und der Physiologie des Muskels und des Nervensystems lassen sich doch bei jeder Gliederstellung, z. B. aus den Muskelquerschnitten, den Abständen der Ansatzpunkte und der mutmaßlichen Stärke der Innervation mit einer gewissen Annäherung die Muskelspannungen in jedem gegebenen Moment ableiten.

Von den äußeren Kräften ist die Schwerkraft verhältnismäßig leicht zu berechnen. Auch die Reaktionskräfte können z. B. bei Druck auf den Boden sich unter gewissen Bedingungen rechnerisch bestimmen lassen.

Man kann also, wenigstens theoretisch, aussagen, daß man den Aufbau des Körpers und die auf ihn wirkenden äußeren und inneren Kräfte, wenn auch mit Fehlerquellen behaftet, feststellen kann. Mit Hilfe dieser Daten kann man dann die *Bewegungsgleichungen* für das gesamte System aufstellen.

Über die Gleichungssysteme, die man für eine solche Gliedermechanik aufgestellt hat, ist in dem Artikel von E. Fischer und W. Steinhausen[1] in diesem Handbuch gesprochen. Es sind für die bisherige Ausarbeitung der Theorie von besonderer Wichtigkeit gewesen die Arbeiten von O. Fischer und Grammel.

Man ist bis zur Aufstellung der Bewegungsgleichungen eines dreigliedrigen Systems, also etwa des Schemas des Beines, gelangt. Mit der Aufstellung solcher Gleichungen ist zwar schon ein wesentlicher Schritt nach vorwärts getan, aber die Hauptarbeit, nämlich die Integration der betreffenden Gleichungen, steht noch aus. Mit den bisherigen Hilfsmitteln ist eine Integration der Gleichungen nicht möglich[2].

Ausgenommen ist selbstverständlich der Ruhezustand. Hierfür führt die Integration zu banalen Lösungen, und man käme ebensogut auch ohne höhere Mathematik aus.

Gliedermechanik an Modellen.

Eine theoretische Analyse der Gliederbewegung kann man auch in der Weise durchführen, daß man die unbekannte Wirkung der Muskelkräfte und der Schwerkraft auf die einzelnen Glieder an *mechanischen Modellen* studiert.

---

[1] Fischer, E. u. W. Steinhausen: Dies. Handb. 8 I, 619.
[2] Vgl. O. Fischer: Gang V, 322.

In Abb. 39 ist ein Modell zur Demonstration der Wirkung eines eingelenkigen Muskels auf ein dreigliedriges System wiedergegeben, das O. Fischer[1] konstruiert hat, um damit zu zeigen, daß ein eingelenkiger Muskel nicht nur auf das Gelenk wirkt, über das er geht, sondern daß seine Wirkung auch auf die benachbarten Gelenke gehen kann. Der Muskel ist durch einen Gummifaden ersetzt. In der Ausgangsstellung sind beide beweglichen Glieder nahezu in einer Linie (in der Abb. 39 Richtung von oben nach unten). Der Muskel (Gummifaden) ist gespannt und durch eine Gegenspannung (Bindfaden) festgehalten. Beim Wirksamwerden der Spannung des Gummifadens (Durchbrennen des Bindfadens) bewegt sich das Modell im Sinne einer Gelenkbeugung. Dabei tritt auch eine Drehung um die zweite (obere) Achse ein, an der der Gummifaden nicht direkt ansetzt (Endstellung in der Abb. 39). Die Abb. 40 ist eine photographische Aufnahme der Bewegung des Modells mit Hilfe von an dem Modell befestigten intermittierend aufleuchtenden Geisslerschen Röhren.

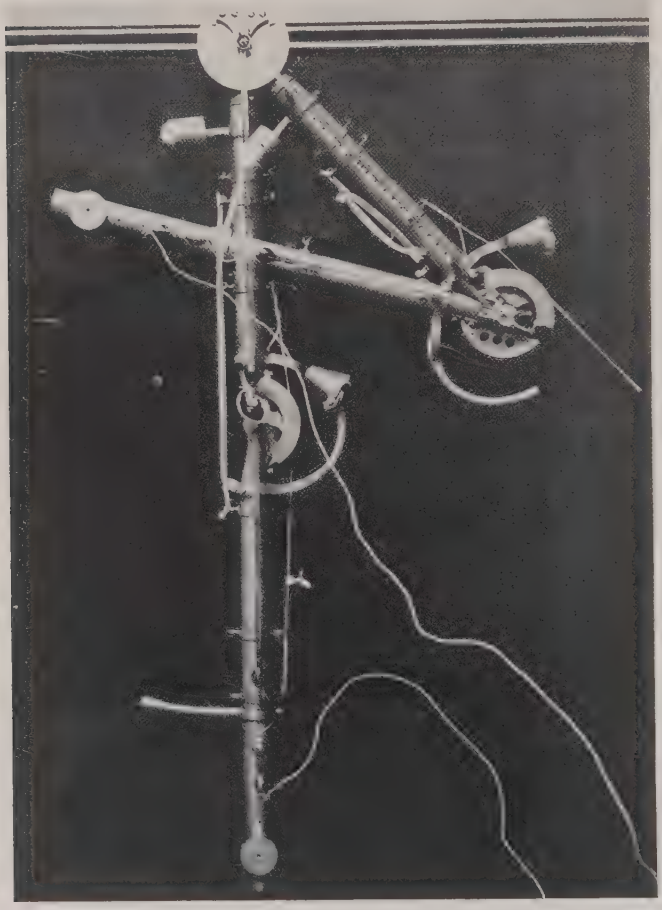


Abb. 39. Photographie des Fischerschen Modells zur Demonstration der Wirkung eines eingelenkigen Muskels auf ein Gelenk, über das er nicht hinwegzieht. Das Modell liegt auf einer horizontalen Ebene und ist in Ausgangs- und Endstellung von oben photographiert. (Vgl. Text und Abb. 40.) (Nach O. Fischer.)

Dieselbe Methode, die O. Fischer für die allgemeine Theorie des eingelenkigen Muskels und seine Wirkung ausgearbeitet hat, könnte man auf jedes spezielle Gelenk des menschlichen Körpers anwenden.

In der Abb. 41 ist ein Skelettmuskelphantom für das Hüftgelenk nach Strasser und Gasmann[2] dargestellt. Die Muskeln, die das Hüftgelenk bewegen, werden durch Fäden, die zwischen den Ursprungs- und Ansatzstellen der betreffenden Muskeln ausgespannt sind, symbolisiert. Die Fäden werden über Rollen geführt und durch Gewichte an-

[1] Fischer, O.: Beiträge zu einer Muskeldynamik. 1. Abhandlung: Über die Wirkungsweise eingelenkiger Muskeln. Abh. sächs. Ges. d. Wiss. **22**, 55—197 (1895).

[2] Strasser, H.: Lehrb. d. Muskel- u. Gelenkmechanik **3**, Spez. Teil: Die unteren Extremitäten, Fig. 28, S. 57 (1917).

gespannt. Bei jeder Bewegung der Knochen im Hüftgelenk werden die Gewichte gehoben und gesenkt werden. Aus der Größe dieser Senkung und Hebung läßt sich die Verlängerung bzw. Verkürzung der betreffenden Muskeln ableiten und daraus die Drehungsmomente der Muskulatur errechnen.

Gelenkmodelle sind namentlich für die Kugelgelenke in neuerer Zeit besonders von R. Fick untersucht worden, wobei auf eine möglichst eindeutige graphische Darstellung des Bewegungsumfanges, der Drehmomente und der Arbeitsleistung der Muskeln an dem Gelenk Wert gelegt wurde[1].

Man könnte sich vorstellen, daß für sämtliche Gelenke des menschlichen Körpers solche Modelle konstruiert und zu einem *Gesamtmodell des menschlichen Körpers* zusammengesetzt würden. Man erhielte dadurch offenbar die Möglichkeit, die Wirkung der Muskeln auf die Glieder und somit die Bewegungszustände des menschlichen Körpers zu studieren.

Wie ungemein mühsam eine exakte Durchführung der Beobachtungen an einem solchen Modell ist, kann man an einem Beispiel einer solchen Untersuchung leicht ersehen: C. M. Hvorslev[2] hat in einer Arbeit, die allein 136 Seiten lang ist, die *Bewegung der Schulter* auf diese Weise analysiert, und zwar auch nur ganz einfache Bewegungen des gestreckten Armes. Auch die Arbeiten von R. Fick[3] über denselben Gegenstand sind recht umfangreich.

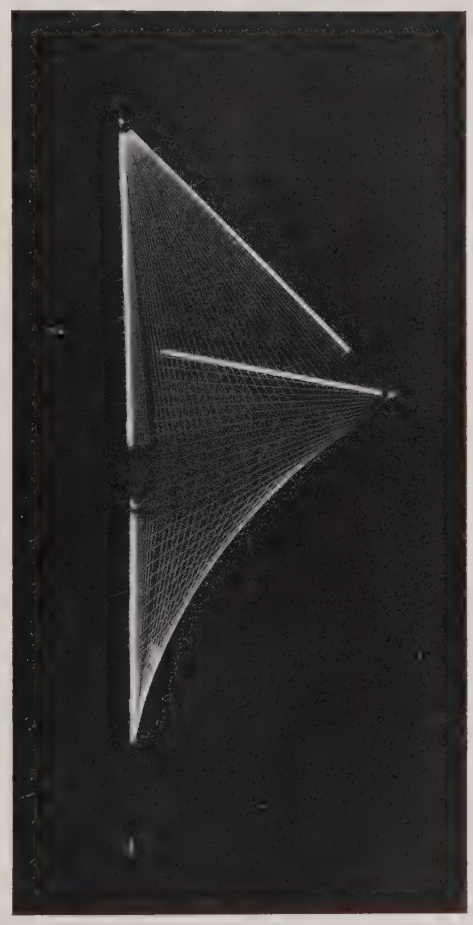


Abb. 40. Dasselbe wie Abb. 39. Das Modell ist in Bewegung photographiert. (Vgl. Text.) (Nach O. Fischer.)

Versucht man, ganz exakt an einem Modell die Wirkungen eines Muskels abzuleiten, so muß man neben der statischen Wirkung, die das Modell direkt erkennen läßt, die *dynamische Wirkung eines Muskels* berücksichtigen. Für das Hüftgelenk, das für das Gehen von besonderer Wichtigkeit ist, hat O. Fischer[4] die Drehungsmomente in statischem und kinetischem Maß für die einzelnen Muskeln zu bestimmen versucht. Wie die Resultate graphisch dargestellt werden können, möge aus der Abb. 42, die einer Abhandlung von O. Fischer entnommen ist, deutlich werden. In der Abb. 42 sind als unabhängige Variable, und zwar räumlich aufgetragen, die Kniegelenks- und Hüftgelenkswinkel und

[1] Vgl. die zusammenfassende Darstellung von R. Fick: Z. orthop. Chir. **51**, 320 (1929).
[2] Hvorslev, C. M.: Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.) **53**, 1—136 (1928).
[3] Fick, R.: Sitzgsber. preuß. Akad. Wiss., Physik.-math. Kl. **5** (1928); **23** (1929).
[4] Fischer, O.: Das statische und kinetische Maß für die Wirkung eines Muskels erläutert an ein- und zweigelenkigen Muskeln des Oberschenkels. Abh. sächs. Akad. Wiss. **27**, 485—588 (1902).

darüber die Drehungsmomente für den Muscul. biceps femoris caput longum als abhängige Variable aufgezeichnet. In gleicher Weise hat O. FISCHER die Drehungsmomente für die anderen Muskeln des Hüftgelenks bestimmt und schließlich daraus auch das kinetische Maß der Muskeln berechnet. Aus der Abb. 42 ergibt sich ohne weiteres, wie kompliziert die Frage nach der Wirkung der Muskeln auf die Gelenke ist. Man kann sich vorstellen, welche Mühe es macht, mit dieser Methode komplizierte Bewegungen zu studieren.

Die Modelle, angewandt auf den ganzen Körper, können deswegen nur in äußerst vereinfachter Form bis jetzt Verwendung finden. Sie leisten aber in dieser vereinfachten Form trotzdem ausgezeichnete Dienste, um über den allgemeinen Mechanismus der Muskelwirkungen Aussagen zu machen.

Mit besonderem Erfolg hat diese Modelle v. BAEYER[1] für das Bewegungsstudium benutzt. Über seine Definition der *muskulären Koordination*, die er aus der Beobachtung an solchen Modellen abgeleitet hat, ist in dem erwähnten Artikel von E. FISCHER und W. STEINHAUSEN bereits einiges mitgeteilt worden. Die Abb. 43 nach v. BAEYER[1] zeigt, wie beim Gang durch die muskuläre Koordination selbsttätig Veränderungen der Muskellänge mehrgelenkiger Muskeln zustande kommen können, ohne daß die Muskeln selber aktiv sich in ihrer Länge verändern.

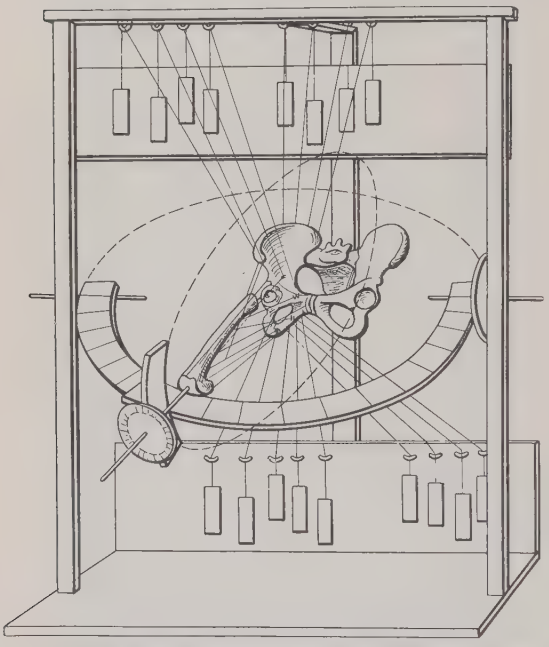


Abb. 41. Skeletmuskelphantom für das Hüftgelenk nach STRASSER und GASSMANN. (Nach H. STRASSER.)

Die Abb. 44 (S. 174), die eine Tänzerin darstellt, deutet an, wie durch die muskuläre Koordination Stellungen erklärt werden können, die auf den ersten Blick äußerst gezwungen erscheinen.

Berechnung der Kräfte aus der Beobachtung der Bewegungen.

Die zweite Fragestellung, die dahin präzisiert wurde, daß aus den Bewegungen des menschlichen Körpers unter Voraussetzung der Kenntnis des Aufbaues die Kräfte errechnet werden sollen, hat insofern eine größere Bedeutung, als die Feststellung des Bewegungszustandes des menschlichen Körpers verhältnismäßig noch am leichtesten in ihrer Gesamtheit möglich ist.

Schon die bloße Beobachtung des menschlichen Körpers mit dem Auge läßt eine große Anzahl von Feststellungen zu, die zur Erkennung des Bewegungszustandes und dann weiter der *bewegenden Kräfte* dienen können. So sind die Bedingungen für das Gleichgewicht des ruhenden Körpers bereits von BORELLI richtig erkannt worden.

Das Beispiel von den Gebrüdern WEBER zeigt, wieweit eine Analyse auf diese Weise, auch für komplizierte Bewegungsvorgänge, getrieben werden kann. Im großen und ganzen haben die Gebrüder WEBER, von Einzelheiten abgesehen, den Gang des menschlichen Körpers in seinen wesentlichen Zügen richtig erkannt.

[1] v. BAEYER, H.: Z. Anat. **64**, 276—278 (1922) — Z. orthop. Chir. **46**, 1—19 (1924).

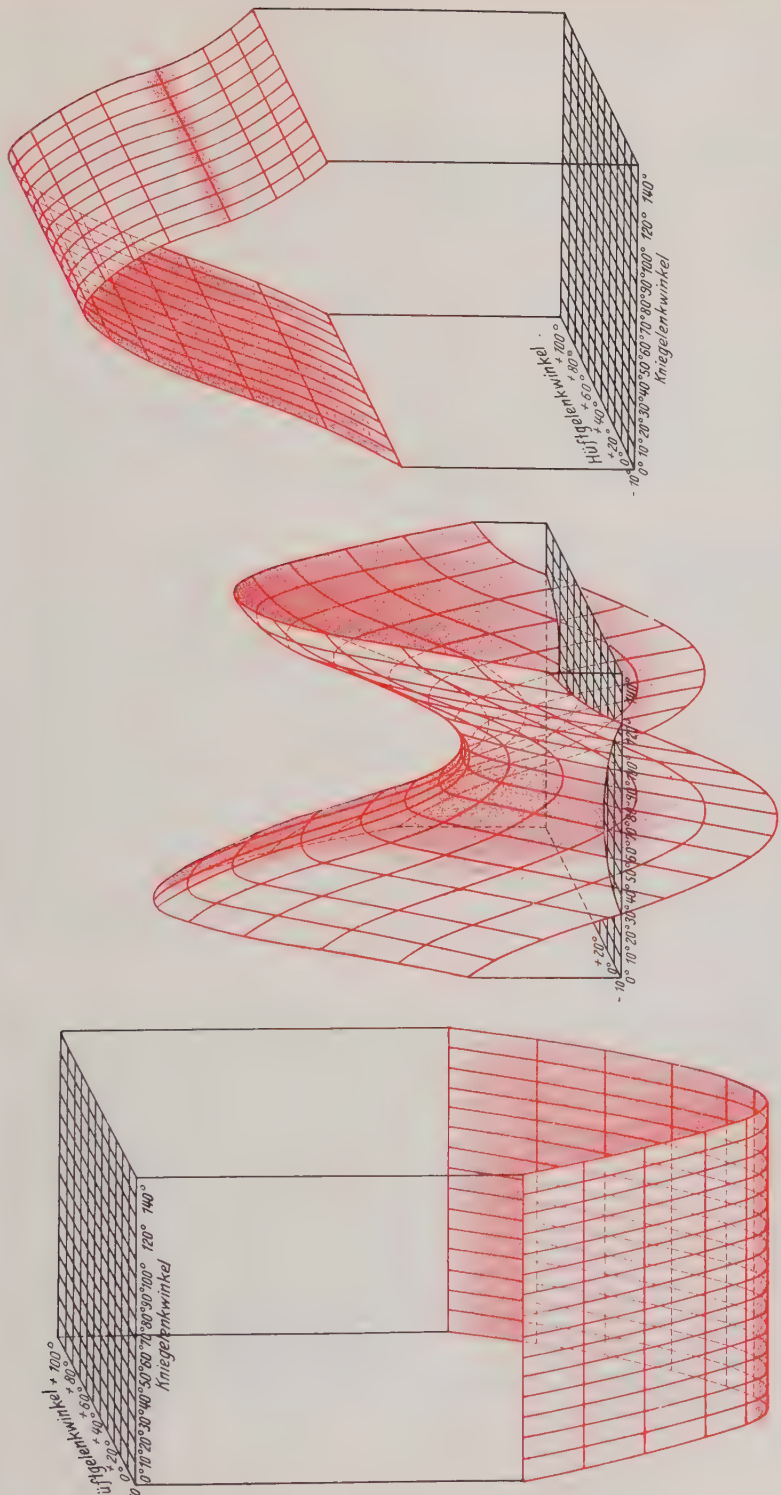


Abb. 42a–c. Drehungsmomente des M. biceps femoris caput longum in Funktion der Hüft- und Kniegelenkswinkel. (Nach O. Fischer.)
a) Auf den Rumpf. *b*) Auf den Oberschenkel. *c*) Auf den Unterschenkel.

Eine genaue Analyse, die größeren Anforderungen Genüge tut, wird selbstverständlich die modernen Hilfsmittel der *Photographie* des menschlichen Körpers in Ruhelage und in Bewegung zu Hilfe ziehen.

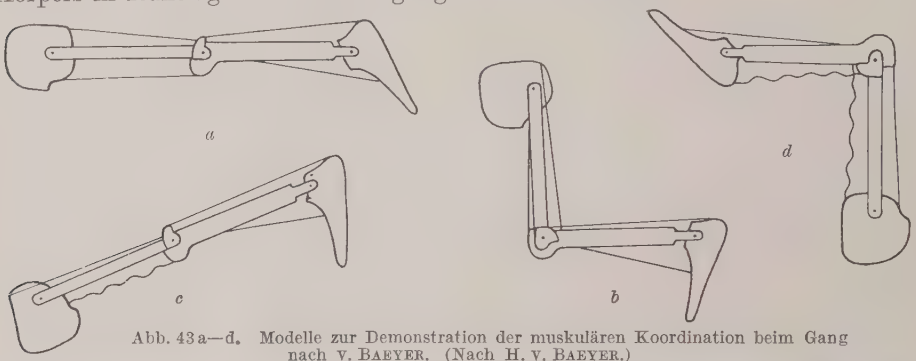


Abb. 43a—d. Modelle zur Demonstration der muskulären Koordination beim Gang nach V. BAEYER. (Nach H. V. BAEYER.)

Die anthropometrische Forschung[1] hat für ihre Zwecke ein sehr fein ausgebildetes System zur Photographie des menschlichen Körpers ausgebaut: Die aufzunehmende Versuchsperson wird auf einen Drehschemel gestellt und einem feststehenden photographischen Apparat einmal von vorn, dann in 45° und in 90° Seitenansicht dargeboten. Dabei wird für jede Aufnahme dieselbe Platte benutzt, nur daß die Platte für jede Aufnahme entsprechend um ein Drittel ihrer Breite verschoben wird. Dadurch ist es möglich, in denselben Proportionen Aufnahmen von drei Seiten zu erhalten, die leicht ausgemessen werden können. Abb. 45 zeigt eine solche dreifache Aufnahme. Eine solche Aufnahme dürfte sich auch neben den Bewegungsaufnahmen zur Feststellung der Proportionen der betreffenden Versuchsperson empfehlen. (Vgl. dazu die Einschränkung bezüglich der Massenverteilung, die auf S. 168 erörtert wurde.)

Abb. 44. Tänzerin. Demonstration der muskulären Koordination. (Nach H. V. BAEYER.)

Wie die Photographie zur Schwerpunktsbestimmung in den Ruhelagen benutzt werden kann, soll später noch erwähnt werden.

Photographische Aufnahmen des menschlichen Körpers in Bewegung[2].

Von großer Wichtigkeit sind *photographische Aufnahmen* des Körpers in Bewegung. Denn nur so lassen sich feinere Einzelheiten, die sonst dem Auge entgehen würden, feststellen. Im Prinzip sind alle bis jetzt durchgeführten Methoden bereits von MAREY angegeben und benutzt worden, der auch schon vorzügliche Aufnahmen des Menschen in Bewegung gemacht hat.

[1] Vgl. MARTIN: Lehrb. d. Anatomie. Jena 1928 — Anat. Anz. **59**, 529 (1925).

[2] Eine ausführliche Beschreibung der in der Physiologie bis 1906 ausgebildeten Aufnahmeverfahren ist von G. WEISS in den Erg. Physiol. **5**, 289—318 (1906) veröffentlicht worden.

Die neueren Bestrebungen sind darauf gerichtet gewesen, die Methoden von MAREY zu verfeinern und besonders genaue Messungen der Bewegungskoordinaten zu ermöglichen, damit daraus die wirksamen Kräfte berechnet werden können.

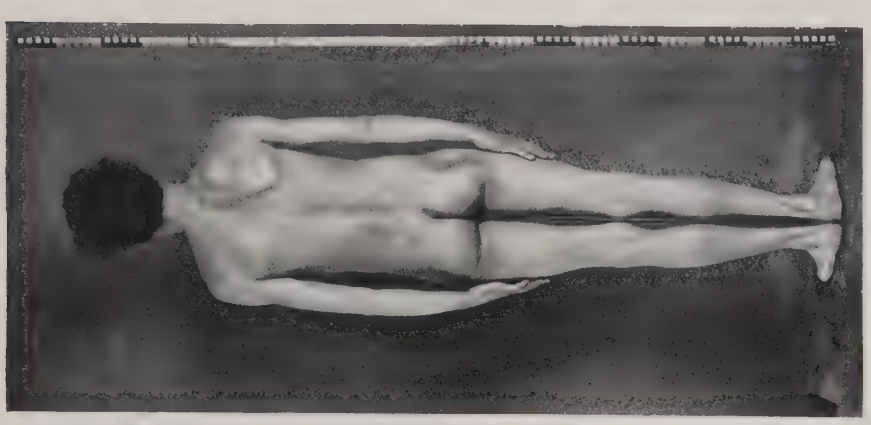


Abb. 47.

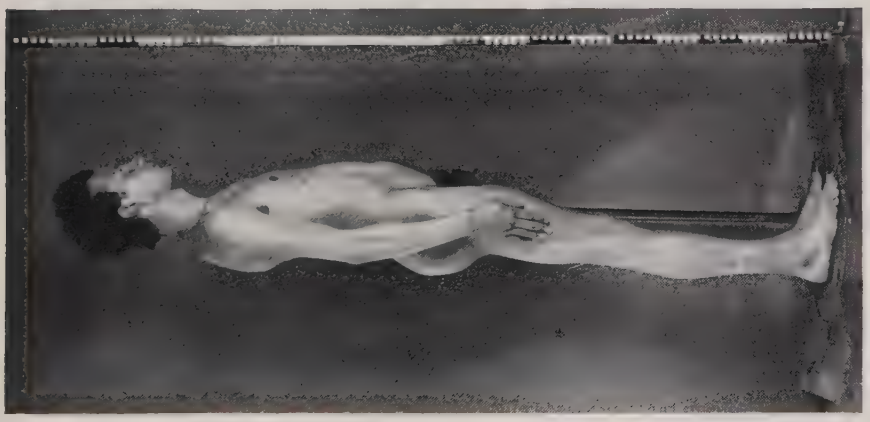


Abb. 46.

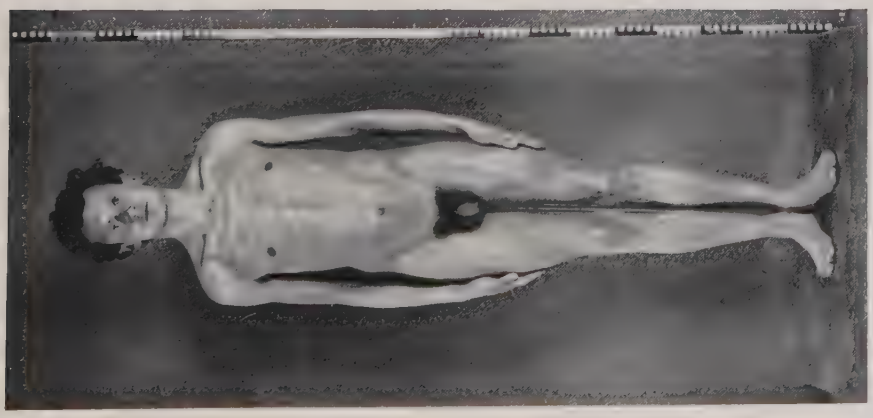


Abb. 45.

Abb. 45—47. Photographisches Aufnahmeverfahren für Anthropometrie. (Nach MARTIN.)

Um eine Bewegung photographieren zu können, sind die verschiedensten Methoden anwendbar. Für manche Zwecke genügt es schon, die Aufnahmen

ganz so zu bewerkstelligen, als würden ruhende Objekte photographiert. Man erhält dann, wenn das Objekt sich bewegt, auf der photographischen Platte eine zwar unscharfe Aufnahme, doch lassen sich aus einer solchen Aufnahme u. U. schon gewisse Bewegungsphänomene registrieren.

Genaue Messungen sind allerdings nur dann möglich, wenn man dafür sorgt, daß man *scharfe Bilder* des sich bewegenden Objektes erhält. Dazu müssen Vorkehrungen getroffen sein, daß mehrere Aufnahmen, die sich nicht überdecken, von dem sich bewegenden Objekt gemacht werden. Man erhält auf diese Weise verschiedene Bewegungsphasen, aus deren Studium man die wirkliche Bewegung ableiten kann. Die Analyse wird um so besser sein, je mehr Aufnahmen in der Zeiteinheit gemacht werden können.

Die photographische Zerlegung des sich bewegenden Objektes in scharfe Einzelbilder kann auf die verschiedenste Weise bewerkstelligt werden. Die allerersten Aufnahmen, die von Muybridge stammen, waren in der Weise aufgenommen, daß eine große Anzahl von photographischen Apparaten auf das Objekt gerichtet und die Momentverschlüsse der Apparate durch das sich bewegende Objekt selbst hintereinander ausgelöst wurden.

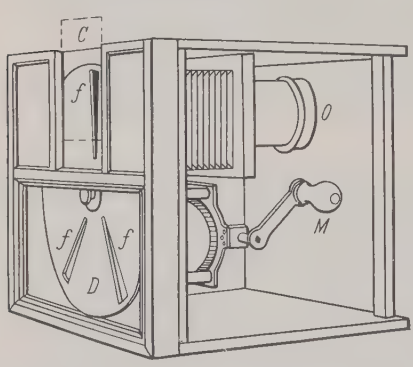


Abb. 48. Chronophotographischer Aufnahmeapparat mit rotierender Scheibe. (Nach Weiss.)

Will man nur einen einzigen photographischen Apparat benutzen, so kann man die photographische Zerlegung der Bewegungen dadurch zustande bringen, daß man das Kinoprinzip[1] benutzt, also durch schnelle ruckweise Bewegung der photographischen Schicht und entsprechende intermittierende Öffnung des Objektives eine große Anzahl von Aufnahmen in der Zeiteinheit macht.

Aber auch bei stillstehender photographischer Schicht lassen sich die Bewegungsphasen noch auf verschiedene Weise trennen.

Eine solche Methode benutzt eine rotierende Scheibe vor dem Objektiv oder der photographischen Platte. Die Anordnung ist aus Abb. 48 zu erkennen. *D* ist die rotierende Scheibe, durch die die Trennung der Bewegungsphasen bewerkstelligt wird. Nur wenn der Ausschnitt *f* der Scheibe vor der photographischen Schicht vorbeistreicht, wird die Platte belichtet.

Das Prinzip der rotierenden Scheibe hat neuerdings Bernstein[2] zu großer Vollkommenheit entwickelt. Die Abb. 49 zeigt den Apparat. Auf der Abb. 49[3] ist diese rotierende Scheibe gerade noch zu erkennen (*Ob* und *S*). Die Anordnung von Bernstein ist insofern kompliziert, als das Bernsteinsche Kymocyclographion neben der Obturatorscheibe noch eine Einrichtung besitzt, um den Film selber in Bewegung zu setzen. Auf diese Weise ist die Möglichkeit gegeben, daß auch Bewegungen, die nicht nur translatorischen Charakter wie die Gang- und Laufbewegungen, sondern auch oscillatorischen Charakter haben, aufgenommen werden können. Die Einrichtung der Filmbewegung ist deswegen besonders geeignet, Arbeitsbewegungen aufzunehmen. Für die Aufnahme von Gang- und Laufbewegungen wird der Film im allgemeinen nicht in Bewegung gesetzt.

Während bei Marey die Obturatorscheibe noch mit der Hand gedreht wird (vgl. die Abb. 48, Kurbel *M*), wird die Obturatorscheibe bei der Bernsteinschen Anordnung mit Motor betrieben und durch Beobachtung des Tons der gleichzeitig als Sirenenscheibe ausgebildeten Obturatorscheibe auf das feinste einreguliert.

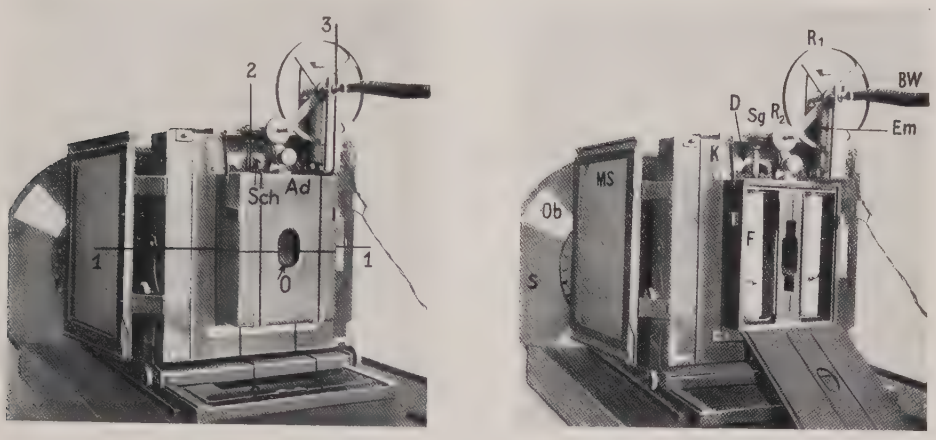
Um eine Analyse der Aufnahmen durchführen zu können, müssen für den Fall des stillstehenden[2] (Anmerkung: Wird der Film selbst in Bewegung gesetzt, dann sind die Gleichungen komplizierter [vgl. Bernstein a. a. O.]) photographischen Films offenbar folgende Bedingungen erfüllt sein[2]: ist *d* der größte

[1] Über die sehr begrenzte Anwendungsfähigkeit dieses Prinzips und ihre theoretischen Gründe vgl. S. 179.

[2] Bernstein, N.: Abderhaldens Handb. d. biol. Arbeitsmethoden **5** V A, H. 4, 629—680, Lfg 263 (1928); vgl. auch Pflügers Arch. **217**, 784, Abb. 1 (1927).

[3] Vgl. N. Bernstein: a. a. O. (S. 647).

Durchmesser des aufzunehmenden Objektes und v die Geschwindigkeit des Objektes, so muß, wenn ν die Frequenz der Aufnahmen in der Sekunde bedeutet, die Ungleichung bestehen: $\frac{v}{\nu} > d$.



a b

Abb. 49a und b. Das Kymocyclographion. a = zur Aufnahme bereit, b = mit geöffnetem Film-Adapter. Buchstabendeutung: O = Obturator, S = Sirenenring, MS = Mattscheibe, K = Kassette, Ad = Film-Adapter, Sch = Schlüssel, D = Schiebetür der Kassette, R_1, R_2 = Verbindungsräder, Sg = Schneckengang, F = Rollfilm, Em = Elektromagnet, BW = biegsame Welle. (Nach BERNSTEIN.)

Bei einer gegebenen Bewegung, z. B. einer Gangaufnahme, wird man d möglichst klein nehmen, damit ν (die Anzahl der Aufnahmen) möglichst groß gemacht werden kann. Denn die Genauigkeit der Analyse hängt von der Anzahl der Aufnahmen ab. Da man den menschlichen Körper selber nicht kleiner machen kann, so benutzt man, um d möglichst klein zu machen, zur Photographie seiner Bewegung nicht ihn selbst, sondern schmale Lichtzeichen, die an ihm angebracht sind.

In Abb. 50 ist die Methode dargestellt, die MAREY benutzt hat zur Verkleinerung des Objektes.

Als Lichtquellen hat O. FISCHER GEISSLERsche Röhren, N. BERNSTEIN[1] mit Schwachstrom gespeiste Lämpchen, die an der Versuchsperson befestigt wurden, benutzt. Abb. 51 gibt einen Vergleich der FISCHERschen und BERNSTEINschen Anordnung. Auf der linken Seite der Abbildung ist die Armierung mit GEISSLERschen Röhren nach O. FISCHER dargestellt. Die Anbringung der GEISSLERschen Röhren dauerte 6—8 Stunden. Auf der rechten Seite ist die Methode von BERNSTEIN dargestellt, die die Verteilung der Schwachstromlämpchen erkennen läßt und die den Vorteil hat, daß die Anbringung der Lämpchen in sehr kurzer Zeit erfolgen kann.

Abb. 50. Verkleinerung des aufzunehmenden Objekts. (Nach MAREY.)

Bei der O. FISCHERschen Anordnung mit GEISSLERschen Röhren wird die Unterteilung der Aufnahmen nicht durch eine Obturatorscheibe bewerkstelligt, sondern durch intermittierendes Aufleuchtenlassen der GEISSLERschen Röhren.

[1] BERNSTEIN, N.: Untersuchung der Biodynamik des Ganges und des Laufes. Arb. wiss.-techn. Komitees d. V.-Kommiss. f. Verkehr, Lfgl. 63, S. 52, Fig. I u. II. Moskau 1927 (russisch).

Da die Bewegung des Ganges und des Laufes nicht in einer Ebene sich vollzieht, genügt zur genauen Analyse nicht eine Aufnahme, sondern es müssen Aufnahmen von mehreren Seiten zu gleicher Zeit stattfinden. Entweder werden mehrere Aufnahmeapparate benutzt, wie es O. FISCHER getan hat, oder man macht mit demselben Apparat gleichzeitig eine direkte Aufnahme und eine Spiegelaufnahme[1].

Eine Reihe von Aufnahmen, die nach den besprochenen Methoden gewonnen wurden, werden im folgenden uns noch begegnen, so Gangaufnahmen auf Seite 202 ff., Laufaufnahmen auf Seite 221 ff. und Aufnahmen vom Sprung auf Seite 232 ff.

Analyse der erhaltenen Photogramme.

Die Auswertung der erhaltenen Photogramme, d. h. die Umrechnung auf die wirklichen Bewegungskoordinaten, ist äußerst mühsam. Man kann durch geeignete Wahl der Konstanten sich gewisse Erleichterung verschaffen. FISCHER[2] hat die Koordinaten in Tabellenform in den Text seiner Arbeiten abgedruckt. Die aus den Koordinaten sich ergebenden Geschwindigkeiten und Beschleunigungen hat er rechnerisch ermittelt. Für die Ausmessung der Photogramme hat FISCHER einen besonderen Meßtisch konstruiert, der mit einer Genauigkeit von 0,005 cm arbeitet (vgl. BRAUNE und FISCHER, Gang I, S. 205). Die Ermittlung der Schwerpunktskoordinaten war aber nur mit einer Genauigkeit von 0,3 cm zu erreichen[3]. Aus dieser Diskrepanz der Fehlergrenzen geht hervor, daß sich FISCHER wohl die Schwierigkeiten der übertrieben genauen Mikrometrie hätte ersparen können, worauf BERNSTEIN zuerst hingewiesen hat[4].

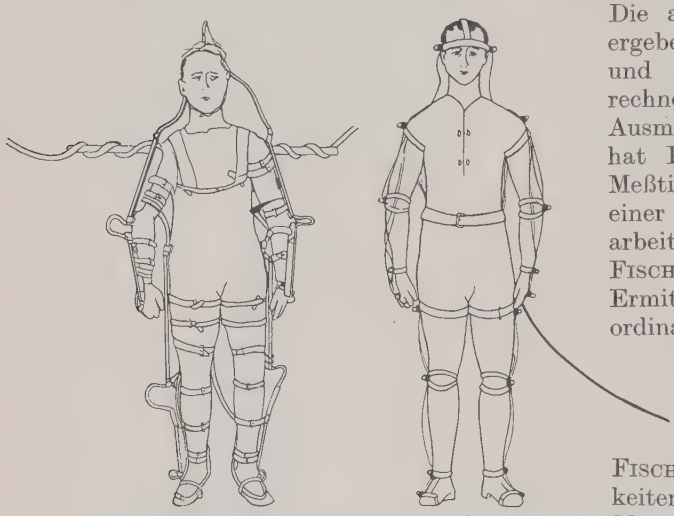


Abb. 51. Leuchtzeichen: a) bei FISCHER; b) bei BERNSTEIN. [Aus N. BERNSTEIN: Arb. d. wiss.-techn. Komitees d. V.-Kommissariats f. Verkehr Lfg. 63 (1927) (russisch).]

In den neueren Arbeiten von BERNSTEIN sind Methoden beschrieben worden, nach denen die Feststellung der Koordinaten sowie der Geschwindigkeiten und Beschleunigungen auf elegante Weise graphisch bewerkstelligt werden kann. Im Zusammenhang mit der von BERNSTEIN angegebenen Methode der Aufnahme der Bewegungen wird dadurch die Erfassung eines außerordentlich viel größeren Materials möglich bei gleicher bzw. noch größerer Genauigkeit als bei den FISCHERschen Untersuchungen. Es ist dies um so bemerkenswerter, als bis vor kurzem[5] die BRAUNE- und FISCHERschen Ergebnisse als einziger Fall einer mathematisch genauen Analyse der Gangbewegung, die

[1] Näheres darüber vgl. N. BERNSTEIN: Zitiert auf S. 176 (Lfg 263, S. 649).

[2] FISCHER: Gang I—VI. In den Arbeiten von FISCHER sind die Tabellen der Koordinaten sowie alle Nebenrechnungen auf das ausführlichste mit veröffentlicht, und zwar im Haupttext und im gleichen Zuge wie die wichtigen Resultate. Dadurch ist das Lesen der FISCHERschen Arbeiten sehr erschwert, da man nicht ohne weiteres erkennen kann, ob eine längere Ausführung nebensächliche Rechnungen und Überlegungen oder Hauptresultate enthält.

[3] Vgl. FISCHER: Gang II, S. 87 u. Tafel 5.

[4] BERNSTEIN, N.: Abderhaldens Handb. S. 648 Anm. Zitiert auf S. 176. Vgl. auch v. RECKLINGHAUSEN: Zitiert auf S. 163, besonders S. 264 ff.

[5] Vgl. z. B. R. FICK: Z. orthop. Chir. **51**, 326 (1929).

sobald nicht eingeholt werden würde, angesehen wurde. Während FISCHER nur an einer Versuchsperson seine Aufnahmen machen und zur eigentlichen Berechnung nur drei Einzelgehversuche bearbeiten konnte[1], ist BERNSTEIN mit seinen Aufnahmenummern schon auf die Zahl von einigen Hunderten gekommen. Auch die Analyse der Geschwindigkeiten und Beschleunigungen umfaßt schon eine größere Zahl von Einzelversuchen.

Bei dem BERNSTEINschen Verfahren wird die photographische Aufnahme mit demselben Objektiv, mit dem die Aufnahme gemacht wurde, auf ein Meßpapier projiziert. Da während der Aufnahme ein Maßstab, der sich in der Gangebene befindet, mitphotographiert wird, so läßt sich aus der Größe des Bildes dieses Maßstabes direkt die Größe der Koordinatentransformation bestimmen. Da der Film bei den Gangaufnahmen im allgemeinen stillsteht, so lassen sich die Gangkoordinaten direkt graphisch auswerten.

Die Diskussion der Fehlerquellen bei den Bewegungsaufnahmen wird von BERNSTEIN bis in alle Einzelheiten durchgeführt. Es ist unmöglich, alle Berechnungen und Überlegungen hier zu referieren; es muß auf das Studium der Originalarbeiten verwiesen werden. Nur eines möge noch angeführt werden. Aus den Berechnungen der Fehlerquellen ergibt sich[2], daß die bei Sportaufnahmen so sehr beliebten „Zeitlupen"-Aufnahmen für genaue Untersuchungen ungeeignet sind.

Bestimmung der Geschwindigkeit und Beschleunigung.

Bei der Bestimmung der Geschwindigkeiten und Beschleunigungen ist die Frage der Fehlerquelle von besonderer Wichtigkeit. Von der Überlegung ausgehend, daß nach dem ROLLEschen Satz in einem Intervall zwischen zwei Aufnahmen der registrierte Punkt mindestens einmal die mittlere Geschwindigkeit angenommen haben muß, diskutiert BERNSTEIN[3] die Frage, unter welchen Bedingungen die Auslegung des betrachteten Kurvenstückes als Parabelabschnitt eine vereinfachte Fehlerberechnung ergibt. Es ergibt sich, daß bei den menschlichen Bewegungsaufnahmen und der Frequenz der Aufnahmen von 50 in der Sekunde die Interpretation zulässig und von Vorteil ist. BERNSTEIN leitet daraus Formeln für die Geschwindigkeit und ihre Fehlerbegrenzung ab. Auch für die Beschleunigung und ihre graphische Ermittelung werden entsprechende Formeln mitgeteilt.

Ermittelung der Kräfte.

Wenn man aus den registrierten Bewegungen auf die Kräfte schließen will, so muß man berücksichtigen, daß immer nur diejenigen Kräfte errechnet werden können, die wirklich eine Wirkung, d. h. eine Beschleunigung, herbeigeführt haben. Kräfte, die sich gegenseitig aufheben, können aus Bewegungsaufnahmen niemals erschlossen werden. Aus den Bewegungsaufnahmen geht also nicht hervor, wie groß die Spannung antagonistisch wirkender Muskeln gewesen ist.

Auch Kräfte, die der Schwerkraft entgegenwirken, indem sie sie aufheben, ergeben keine Beschleunigung. Da aber die Größe der Schwerkraft bekannt ist, so lassen sich auch die Gegenkräfte der Schwerkraft aus den Bewegungsaufnahmen errechnen.

Mechanische Registrierung der vertikalen Komponente der Beckenbewegung.

Im vorhergehenden waren die Methoden besprochen, nach denen man die Bewegung möglichst vieler Punkte des menschlichen Körpers feststellen kann. Es waren in der Hauptsache photographische Methoden, die dabei in Betracht kamen.

---

[1] An der Berechnung der BRAUNE- und FISCHERschen Aufnahmen hat ein Berufsrechner monatelang mit einer Rechenmaschine gesessen. O. FISCHER hat erklärt (vgl. R. FICK: Zitiert auf S. 178, vgl. S. 326), daß es für ihn bei der unendlichen Schwierigkeit in jeder Hinsicht ganz ausgeschlossen sei, jemals wieder eine solche Untersuchung zu unternehmen.

[2] Vgl. N. BERNSTEIN: Abderhaldens Handb. Lfg 263, S. 659 Anm.

[3] BERNSTEIN, N.: Abderhaldens Handb. S. 659. Zitiert auf S. 176.

Für gewisse Untersuchungen genügt es, nur die Bewegung eines einzigen Punktes des Körpers zu registrieren. Die Abb. 52 zeigt ein Registrierverfahren von Benedict und Murschhauser[1], bei dem die vertikale Bewegung des Beckens durch Fadenübertragung mit Hilfe eines Hebels auf ein Kymographion (vgl. *E* in der Abb. 52) aufgeschrieben wird. Wegen der Einzelheiten der Technik sei auf die Originalpublikation von Benedict und Murschhauser verwiesen.

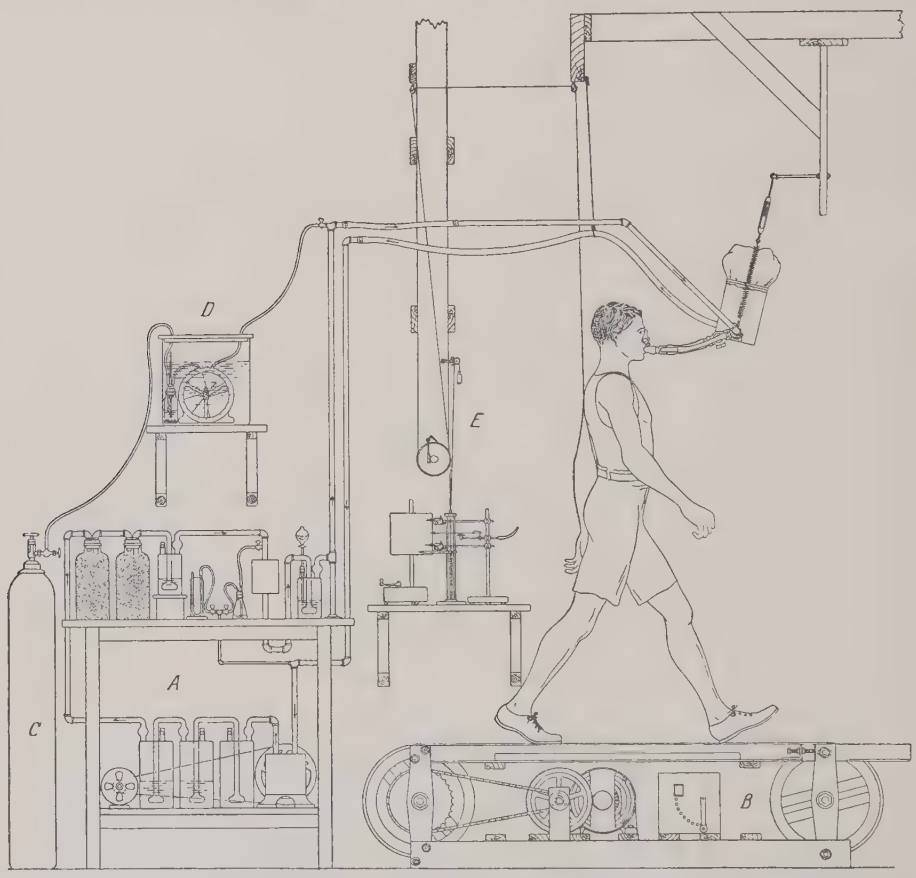


Abb. 52. Apparat zur Untersuchung des Stoffwechsels mit gleichzeitiger mechanischer Registrierung der vertikalen Beckenbewegung der Versuchsperson; *A* Absorptionsgefäß, *B* Tretmühle, *C* und *D* Sauerstoffzufuhr, *E* Apparat zur Registrierung der Beckenbewegung und Schrittzähler. (Nach Benedict u. Murschhauser.)

Die Registrierung hat zur Voraussetzung, daß die sich bewegende Versuchsperson an Ort und Stelle bleibt. Es wird dies bei der Anordnung von Benedict und Murschhauser, wie aus der Abbildung zu ersehen ist, dadurch erreicht, daß die Versuchsperson auf einer Tretmühle steht, deren Fläche entgegengesetzt der Marschrichtung in der gleichen Geschwindigkeit, mit der die Versuchsperson geht, bewegt wird (vgl. *B* in der Abb. 52).

In der Abb. 53 ist das Resultat einer solchen Registrierung nach Benedict und Murschhauser wiedergegeben.

[1] Benedict, F. G. u. H. Murschhauser: Energy transformations during horizontal walking. Carnegie-Inst. of Washington, Publ. 231 (1915).

Selbstverständlich kann bei einer solchen vereinfachten Registrierung der ganze Bewegungsvorgang beim Gehen in allen seinen Einzelheiten nicht erfaßt werden. Da man aber aus anderen Untersuchungen weiß, daß die Vertikalbewegung des Gesamtschwerpunktes des menschlichen Körpers bei bestimmten Ganggeschwindigkeiten wenig von der Bewegung des Beckens verschieden ist, so kann man durch Registrierung der Beckenbewegung offenbar auch die Bewegung des Gesamtschwerpunktes wenigstens annähernd bestimmen. Auf die Fehler, die dabei gemacht werden, wird später noch einzugehen sein (vgl. S. 205 und 219).

Die BENEDICTsche Methode der Bestimmung des Sauerstoffverbrauchs und der Kohlensäurebildung bei der Bewegung des menschlichen Körpers, wie sie aus der Abb. 52 zu ersehen ist, soll im einzelnen nicht besprochen werden. Es soll nur darauf hingewiesen werden, daß aus dem Sauerstoffverbrauch der Gesamtenergieumsatz berechnet werden kann und daß die Bestimmung des Energieverbrauchs für die Erkenntnis des Kraftwechsels bei der menschlichen Bewegung und somit auch für die Erkennung der Bewegung selber von größter Wichtigkeit ist (vgl. später S. 216).

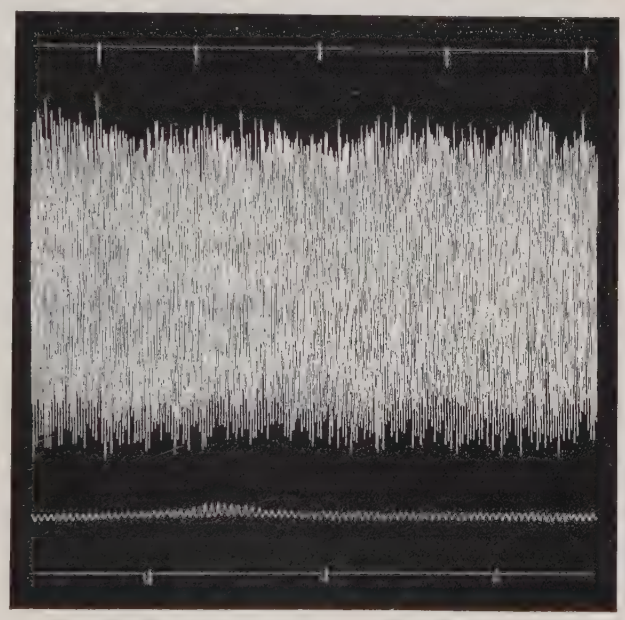


Abb. 53. Kymographionkurve vom Gang, geschrieben mit dem Apparat von BENEDICT und MURSCHHAUSER; 1. Kurve, oberste Linie: Sauerstoffregistrierung, jeder Strich bedeutet ein Liter Sauerstoff; 2. Kurve: Vertikale Bewegung des Beckens; 3. Linie: Atmung, unterste Linie: Zeit in Minuten. (Nach BENEDICT u. MURSCHHAUSER.)

Registrierung der horizontalen Bewegung eines Punktes des menschlichen Körpers.

Eine noch einfachere Versuchsanordnung ist anwendbar, wenn es nur darauf ankommt, die Geschwindigkeit des menschlichen Körpers in horizontaler Richtung festzustellen, d. h. wenn es genügt, den zeitlichen Abstand des Durchgangs des menschlichen Körpers durch zwei oder mehrere feste Punkte zu bestimmen.

Haben wir nur zwei Punkte, so würden alle Zeitmarkierungen bei Wettgängen und Wettläufen hierher gehören. Bei dem Wettlauf wird die Zeit von dem Durchgang des menschlichen Körpers durch den Startpunkt bis zur Ziellinie festgestellt. Die Auswertung der durch solche Messungen aufgestapelten Materialsammlungen für die Mechanik des menschlichen Körpers ist erst in neuester Zeit, besonders von A. V. HILL (vgl. später S. 224) in die Wege geleitet worden. Die Fehler, die bei solchen Messungen zu berücksichtigen sind (persönliche Gleichung des Zeitnehmers usw.), sind verhältnismäßig leicht zu übersehen, so daß auf eine weitere Diskussion verzichtet werden kann.

Handelt es sich darum, die Zeit des Durchgangs des menschlichen Körpers durch mehrere hintereinanderliegende Punkte zu bestimmen, so wird die Aufgabe sehr viel schwieriger.

Schilf und Sauer[1] haben dieselbe Anordnung benutzt, die Muybridge (vgl. S. 176) zur Auslösung seiner auf das Versuchsobjekt gerichteten photographischen Apparate angewandt hat, d. h. sie lassen durch die Versuchsperson Drähte, die auf ihrem Wege ausgespannt sind, zerreißen, wodurch elektromagnetisch Zeitsignale betätigt werden.

Eine besonders elegante Methode zur Bestimmung des Durchgangs der Versuchsperson durch hintereinanderliegende Punkte hat Hill[1] angegeben. Die Versuchsanordnung ist aus der Abb. 54 zu ersehen. Der Läufer trägt einen

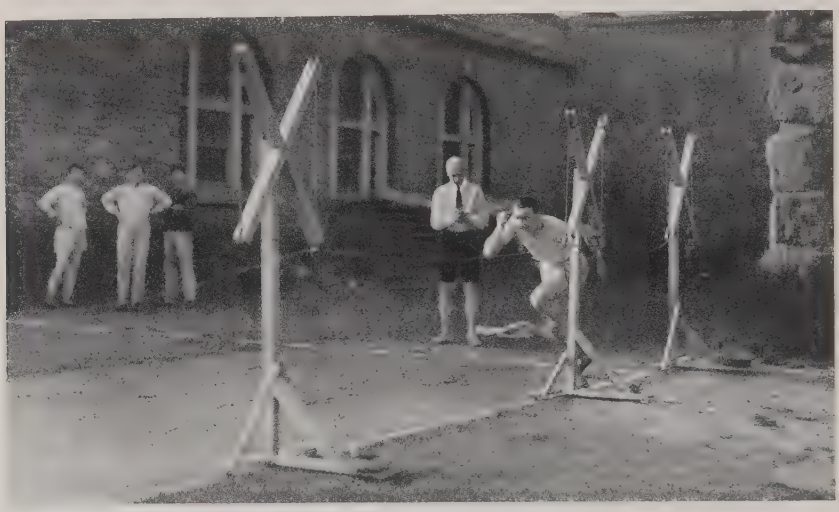


Abb. 54. Elektromagnetische Registrierung der Bewegungsgeschwindigkeit eines Läufers. (Nach Hill [vgl. Text].)

Magneten; neben der Lauflinie sind Spulen in bestimmten Abständen aufgestellt, in denen durch den Magneten Stromstöße induziert werden, die mit einem Galvanometer gemessen werden.

Untersuchungsergebnisse.

Bei der Besprechung der Ergebnisse, zu denen die physiologische Mechanik des menschlichen Körpers bis jetzt geführt hat, kann es nicht unser Ziel sein, eine Zusammenstellung aller Beobachtungen und Theorien über die Mechanik des menschlichen Körpers zu versuchen. Bei der Fülle des Materials und dem beschränkten Raum, der für die Darstellung zur Verfügung steht, kann es sich vielmehr nur darum handeln, von den wichtigsten Tatsachen und Gedankengängen Andeutungen zu geben, die das beschwerliche Studium der Originalwerke erleichtern sollen.

Man unterscheidet am besten eine physiologische Mechanik der Ruhe- und der Bewegungszustände (also eine *physiologische Statik und Dynamik*). Unter „*Ruhe*“ ist dabei der physikalische Begriff Ruhezustand gemeint, d. h. mit der Zeit nicht veränderliche Koordinaten des beobachteten Körpers gegenüber einem Koordinatensystem, das mit dem Beobachtungsort, also der Erde, fest verbunden ist. Es ist nicht der physiologische Ruhezustand gemeint, der in Muskelruhe besteht. Die beiden Begriffe decken sich nicht, denn es kann sowohl Muskelruhe mit Körperbewegung wie Muskeltätigkeit mit Körperruhe vergesellschaftet sein.

[1] Schilf, E. u. W. Sauer: Pflügers Arch. **200**, 240—253 (1923).

Ruhelagen.

Beim Zustandekommen der Ruhelagen wirken im allgemeinen sowohl äußere wie innere Kräfte auf den Körper ein. Als äußere Kraft kommt in der Hauptsache die Schwerkraft und die durch die Schwerkraft hervorgerufenen Reaktionskräfte der Umgebung des menschlichen Körpers in Betracht. Als innere Kräfte wirken die Muskelkräfte, die Reaktionskräfte der Bänder, der Knochen usw.

Alle äußeren und inneren Kräfte und ihre Wirkungen müssen bekannt sein, wenn eine Mechanik der Ruhelagen einen Wert haben soll.

Die Schwerkraft.

Die Schwerkraft ist von allen auf den Körper einwirkenden inneren und äußeren Kräfte relativ am einfachsten zu analysieren. Die Schwerkraft setzt zwar an jedem einzelnen Massenteilchen des Körpers mit einer entsprechenden Teilkraft an, man kann aber alle diese Teilkräfte ersetzen durch eine Gesamtkraft, die in einem Punkt, dem Massenmittelpunkt oder *Schwerpunkt*, ansetzt.

Die im Schwerpunkt ansetzende Schwerkraft wird, wenn sie allein wirken würde, den Körper in Bewegung setzen. Damit eine Ruhelage zustande kommt, muß die Schwerkraft durch eine Gegenkraft kompensiert sein. Diese Gegenkraft ist bei den Ruhelagen die Reaktionskraft der Unterlage, dabei können neben den inneren Spannungen an den Knochen auch aktive Muskelkräfte im Körper tätig sein. Sie dienen aber im Falle der Ruhelage nur dazu, den Körper zu versteifen, d. h. die Schwerkraftswirkung auf die Unterlage zu übertragen.

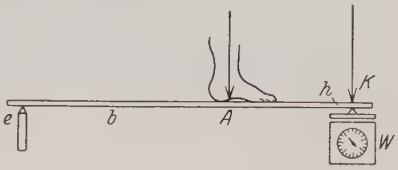


Abb. 55. Abgeänderte Borellische Wage. (Nach du Bois-Reymond u. Basler.)

Die Bedingung für eine Ruhelage ist demnach, daß die Reaktionskraft der Unterlage entgegengesetzt gleich der Schwerkraft ist und daß die Gegenkraft in der Senkrechten wirkt, die durch den Schwerpunkt geht.

Auf der Bestimmung des Reaktionspunktes der Unterlage beruht die Borellische Methode der Bestimmung der Schwerpunktslage[1].

du Bois-Reymond[2] hat die Borellische Methode etwas modifiziert (vgl. die Abbildung 55). Die Vorrichtung wurde von Basler[3] mit einem Schreibhebel verbunden, so daß die Lageveränderung des Schwerpunktes graphisch registriert werden konnte.

In Abb. 55[4] ist das Prinzip der abgeänderten Borellischen Wage dargestellt. Die Versuchsperson steht oder liegt auf einem horizontal gelagerten Brett, das auf der einen Seite von der Schneide e, auf der anderen Seite von der Schneide h unterstützt wird. Die Schneide h liegt auf einer Federwage, auf der der Druck abgelesen wird. Bei der graphischen Registrierung wird der Zeiger der Federwage über Rollen mit einer Schreibfeder verbunden und die Schreibfeder schreibt auf ein Kymographion ihre Bewegungen auf.

Unter Voraussetzung vollkommen horizontaler Lagerung des Brettes ist der Druck K auf die Schneide h proportional dem Abstand des Fußpunktes der Schwerlinie von der Schneide e, und zwar lautet die Gleichung $K = \frac{A \cdot |eA|}{|eh|}$. In dieser Gleichung läßt sich K an der Wage ablesen, A ist gleich dem Körpergewicht, also auch bekannt, $|eh|$ ist der Abstand der Schneiden e und h, kann also gemessen werden. Aus der Gleichung läßt sich demnach $|eA|$, d. h. der Abstand des Fußpunktes der Schwerlinie von der Schneide e und somit die Lage der Schwerlinie in bezug auf den Körper direkt bestimmen.

---

[1] Vgl. z. B. du Bois-Reymond, R.: Nagels Handb. d. Physiol. **4**, 566 (1909).

[2] du Bois-Reymond, R.: Arch. Anat. u. Physiol. **1900**, 562. Über die Grenzen der Unterstützungsfläche beim Stehen.

[3] Z. Biol. **88**, 523—530 (1929).

[4] Abb. 55 aus Basler: Z. Biol. **88**, 524. Zur Physiologie des Hockens. Abb. 1.

DU BOIS-REYMOND[1] hat mit der Apparatur die *Standfestigkeit*, des menschlichen Körpers bestimmt und gefunden, daß man in Stiefeln noch sicher stehen kann, wenn die senkrechte Schwerpunktsprojektion auf die Standebene bis auf 1,5 cm an den hintersten Rand des Absatzes verlegt ist. In bloßen Füßen tritt Umkippen schon ein, wenn die Projektion des Schwerpunktes noch 3 cm vom hintersten Rande der Fußsohle entfernt ist. Die wirksame Unterstützungsfläche beim Stehen ist also kleiner, als der anatomischen Begrenzung der Standfläche entspricht[2].

Mit der Anordnung von BASLER läßt sich die Lage der *Schwerlinie* zur Unterstützungsfläche fortlaufend registrieren.

Die Abb. 56[3], die der Arbeit von BASLER entnommen ist, zeigt die Schwankungen der Lage der Schwerlinie beim Stehen. Die kleinen Zacken in der Linie bedeuten dabei Schwankungen, die durch den Herzschlag zustande kommen und wohl direkte Druckwirkungen auf die Unterlage darstellen.

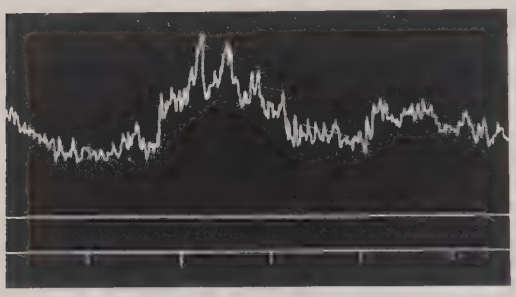


Abb. 56. Schwankungen der Lage der Schwerlinie beim Stehen; aufgenommen mit der abgeänderten BORELLIschen Wage. (Nach BASLER.)

Aus den Untersuchungen von BASLER bestätigt sich die schon aus anderen Untersuchungen bekannte Tatsache, daß der menschliche Körper beim aufrechten Stehen nicht wirklich stillsteht, sondern daß er Schwankungen vollführt um die Ruhelage. Und zwar sind die Schwankungen in Richtung der geringeren Breite der Unterstützungsfläche größer als in anderen Richtungen. Dasselbe war aus den Helmspitzenzeichnungen von LEITERSTORFER[4] schon abgeleitet worden.

BASLER hat die Anordnung weiter benutzt, um die Lage des Schwerpunktes beim Hocken und seine Schwankungen festzustellen. Der Schwerpunkt beim Hocken liegt etwas vor dem Schwerpunkt beim Stehen. Die Schwankungen der Schwerpunktslinie sind dabei sehr viel geringer. Aus den Untersuchungen von BASLER zur Physiologie des Hockens möge der sehr merkwürdige Befund angeführt werden, daß die Volumzunahme der unteren Extremität, die bei längerem Hocken auftritt, sehr viel geringer ist als die Volumzunahme bei gleich langem Stehen, sogar geringer ist als die Zunahme beim Sitzen.

Mit der abgeänderten BORELLIschen Wage hat SCHEIDT[5] Serienmessungen über die Lage des *Schwerpunktes* an 201 Männern und 244 Knaben angestellt. Bei diesen Messungen wurden für die absoluten und relativen Höhen des Schwerpunktes über dem Boden bei den untersuchten Männern folgende Zahlen gefunden:

	Absolute	Relative
	Höhe des Schwerpunkts über dem Boden	
	cem	in % der horizontalen Körperlänge
Zentralwert	100	59,1
Maximalwert	115,8	66,3
Minimalwert	86,2	54
Durchschnittliche Abweichung. .	3,67	1,48

[1] DU BOIS-REYMOND, R.: Zitiert auf S. 183.
[2] Vgl. hierzu BRAUNE u. FISCHER: Abh. sächs. Akad. Wiss. **15**, 639, Abb. 6 (1889).
[3] Abb. 56 aus BASLER: Z. Biol. **88**, 526, Abb. 5.
[4] LEITERSTORFER: Das militärische Training. Stuttgart 1897.
[5] SCHEIDT, W.: Z. Konstit.lehre **8**, 239—268 (1922).

Es zeigen sich also große unregelmäße *Abweichungen* sowohl in der absoluten wie in der relativen Schwerpunktshöhe, was um so bemerkenswerter ist, als das untersuchte Menschenmaterial aus körperlich gut entwickelten trainierten Sportsleuten bestand, schlecht entwickelte oder gar pathologisch veränderte Typen also ausgeschaltet waren. Was aber noch besonders einschneidend ist, die Abweichungen lassen sich nicht in ein System bringen, sie stehen in keinem Zusammenhang mit den anthropologischen Typen (Astheniker, Pykniker usw.).

Scheidt schlägt auf Grund seiner Messung eine neue anthropologische Einteilung der Menschen nach der relativen Schwerpunktslage vor:

Chamaeisorrhopie:	relative Schwerpunktshöhe,	kleiner als	57,9%
Orthoisorrhopie:	„ „		58—60 %
Hypsiisorrhopie:	„ „	größer als	61 % der horizontal. Körperlänge.

Eine sehr merkwürdige Tatsache hat Scheidt gefunden, daß nämlich bei 22 hervorragenden Schwimmern der Schwerpunkt ganz besonders tief liegt, was offenbar mit der besonders guten Eignung für das Schwimmen zusammenhängt. Bei diesen Schwimmern fanden sich

18	Chamaeisorrhope	= 81,8%
4	Orthoisorrhope	= 18,2%
0	Hypsiisorrhope	= 0 %

Aus den Messungen muß man den Schluß ziehen, daß das bis jetzt so vielfach geübte Verfahren der Übertragung von Schwerpunktsbestimmungen an einem menschlichen Körper auf einen anderen menschlichen Körper nicht angängig ist. Es kommt dadurch eine neue Unsicherheit in alle Überlegungen und Berechnungen der Mechanik des menschlichen Körpers hinein, da die Schwerpunktslagen bei allen mechanischen Betrachtungen eine grundlegende Bedeutung haben. Weitere Untersuchungen erscheinen dringend erforderlich (vgl. auch S. 168).

Bestimmung der Lage der Schwerpunkte der einzelnen Körperglieder.

Eine experimentelle Methode, die Lage der Schwerpunkte der einzelnen Glieder am Lebenden zu bestimmen, gibt es nicht. Vielmehr kann die Lage der Schwerpunkte der einzelnen Glieder nur an der Leiche bestimmt werden. Die Bestimmungen, von denen die besten noch immer die von O. Fischer sind, auf den Lebenden zu übertragen, bedingen Fehlerquellen, von denen in der Einleitung gesprochen wurde (vgl. S. 166).

Während der Korrektur dieses Artikels erhielt ich durch die Liebenswürdigkeit von Herrn Hebestreit Mitteilung von einem Annäherungsverfahren, das er zur Bestimmung von Schwerpunkten und Massen von Körperteilen am lebenden Menschen ausgearbeitet hat. Das Verfahren besteht im wesentlichen in einer Bestimmung des Auflagedrucks an den Enden der abgeänderten Borellischen Wage (vgl. S. 183) oder, wie man besser nach Hebestreit sagen sollte, eines einfachen belasteten Balkens im technischen Sinne, auf dem die Versuchsperson liegt. Die Bestimmung wird dabei in zwei verschiedenen Lagen der einzelnen Glieder gegeneinander ausgeführt. Es wird also z. B. einmal der Auflagedruck in normaler horizontaler Lage bestimmt und dann ein zweites Mal, indem der Unterschenkel im Knie rechtwinklig gebeugt wird, wobei angenommen wird, daß der Unterschenkel und der Fuß ohne Muskelkraft allein durch die Schwerkraft nach unten gezogen wird. Es ist damit die Richtung der Schwerlinie des Unterschenkels und des Fußes gegeben. Man kann dann für den Schwerpunkt des Unterschenkels und des Fußes einerseits und der Summe der anderen Körperglieder andererseits 3 Gleichungen für die Drehmomente um das eine Balkenauflager aufstellen. Unter Hinzunahme eines weiteren Bestimmungsstückes, und zwar entweder der Masse von Unterschenkel und Fuß oder des

Schwerpunktes von Unterschenkel und Fuß aus den Fischerschen Standardwerten (vgl. S. 167), läßt sich das andere Bestimmungsstück, also entweder der Schwerpunkt oder die Masse von Unterschenkel und Fuß, aus der Ablesung der Auflagerdrucke bestimmen.

Rechnerische Bestimmung der Lage des Gesamtschwerpunktes des Körpers.

Aus der Lage der Schwerpunkte der einzelnen Glieder läßt sich die Lage des Gesamtschwerpunktes des Körpersystems bei beliebiger Stellung der Glieder zueinander sehr leicht berechnen.

Es liegt nämlich der Schwerpunkt eines aus zwei Körpern bestehenden Systems auf der Verbindungslinie der Schwerpunkte der beiden Körper, und zwar an einer Stelle, die die Verbindungslinie im umgekehrten Verhältnis der Massen der beiden Körper teilt. Durch sukzessive Anwendung dieses Satzes läßt sich der Gesamtschwerpunkt eines Systems aus beliebig vielen Gliedern bestimmen. Die Anwendung dieser Berechnungsart auf einen bestimmten lebenden Menschen bedingt dieselben Fehlerquellen, die die Übertragung der an der Leiche des normalen Menschen gefundenen Werte auf den wirklichen Menschen mit sich bringt. Es ist die Anwendbarkeit also geknüpft an die Exaktheit der Proportionslehre.

Man kann die Berechnung auch graphisch ausführen mit einem geometrischen Instrument, das bei proportionaler Verkleinerung bzw. Vergrößerung vielfach angewandt wird, dem sog. Pantographen.

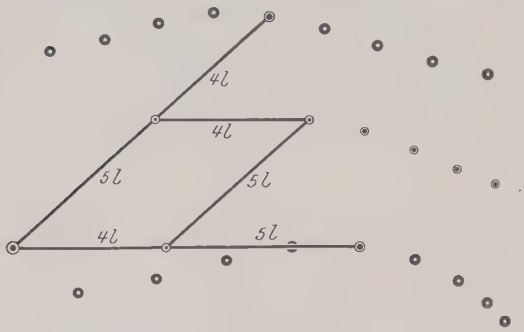


Abb. 57. Graphische Bestimmung des Schwerpunkts aus der Lage der Gelenkpunkte. (Nach Bernstein.)

In der Abb. 57[1] wird gezeigt, wie die Lage des Schwerpunktes eines Gliedes aus der Lage der Gelenkpunkte bestimmt werden kann. Die Anwendung des Pantographen in diesem Falle ist dadurch gegeben, daß der Schwerpunkt die Verbindungslinie der Gelenkpunkte in einem bestimmten Verhältnis bei allen Gliedern teilt (im Verhältnis 4 : 5 [O. Fischer]).

Denkt man sich den Pantographen der Abb. 57 in den Schwerpunkten der beiden Glieder, deren gemeinsamen Schwerpunkt man bestimmen will, eingesetzt, so gibt der dritte Punkt des Pantographen die Lage dieses Gesamtschwerpunktes, wenn die Längen der einzelnen Seiten des Pantographen im Verhältnis der Massen geteilt sind. Denkt man sich in dem auf diese Weise durch einen Pantographen ermittelten Schwerpunkt eines Systems aus zwei Körpern einen zweiten Pantographen angebracht, dessen anderer Außenpunkt mit dem Schwerpunkt eines dritten Körpers verbunden ist, so gibt der resultierende Punkt des zweiten Pantographen den Schwerpunkt des Systems aus drei Gliedern usf.

Nach diesem Prinzip hat O. Fischer[2] sein *Modell* zur graphischen Bestimmung des *Gesamtschwerpunktes* seines Normalmenschen bei den verschiedensten Gliederstellungen konstruiert; das Modell ist in Abb. 58 wiedergegeben.

Dabei ist die Voraussetzung gemacht, daß die einzelnen Glieder, aus denen der Normalmensch besteht (die 12 Glieder), starr sind, was eine Abstraktion ist, die selbst wieder eine große Fehlerquelle darstellt, wenn man den Gesamtschwerpunkt des Körpers des lebenden Menschen feststellen will. Besonders gilt das für die Annahme der Starrheit des Rumpfes. Bei einer großen Anzahl von Körperbewegungen und -stellungen ist diese Annahme sicher nicht erfüllt, worauf wir später noch zu sprechen kommen werden.

---

[1] Bernstein, N.: Abderhaldens Handbuch S. 666, Abb. 325.

[2] Fischer, O.: Gang des Menschen, II. Teil — Abh. sächs. Akad. Wiss., mathem.-phys. Kl. **25**, 1—130 (1899).

Ruhelagen des menschlichen Körpers bei Fehlen aktiver Muskelspannungen.

Im allgemeinen genügt nicht zur Aufrechterhaltung einer Ruhelage, daß die Schwerkraft durch die Reaktionskraft der Umgebung kompensiert wird, sondern es muß auch der Körper durch aktive Muskelkräfte versteift sein.

Es gibt nur zwei *Ruhelagen*, bei denen auch *ohne aktive Muskelkräfte* der Körper im Ruhezustand verharren kann. Die eine Ruhelage ist die *horizontale Ruhelage* des Körpers. Es werden in diesem Fall die Teilschwerkräfte, die an den einzelnen Gliedern ansetzen, kompensiert durch die Reaktionskräfte der Unterlage. Es ist dies die Lage, die im Schlaf eingenommen wird.

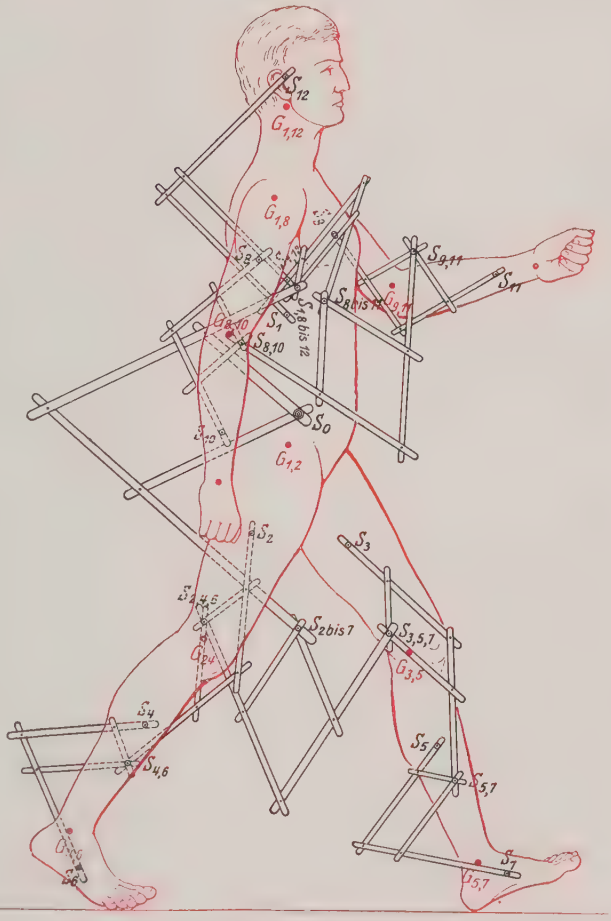


Abb. 58. Schwerpunktsmodell für den aus 12 starren Einzelgliedern zusammengesetzt gedachten Normalmenschen. (Nach O. FISCHER.)

Die zweite Lage ist von BRAUNE und FISCHER theoretisch vorausgesagt und experimentell bis zu einem gewissen Grade verifiziert worden. Sie fanden nämlich, daß die Schwerpunkte der Teilglieder an den von ihnen untersuchten Leichen in der Konfiguration, in der sie nach dem Tode und nach dem Gefrierenlassen sich befinden, sehr nahe auf der Verbindungslinie bzw. -ebene der an das betreffende Glied angrenzenden Gelenkmittelpunkte liegen. Sie folgerten daraus, daß es eine *aufrechte Stellung* des Menschen geben müsse, bei der die in den Teilschwerpunkten der einzelnen Glieder einwirkenden Schwerkräfte kompensiert werden durch die Reaktionskräfte in den Gelenkpunkten. D. h. es muß sich eine Stellung des lebenden Menschen finden lassen, in der die einzelnen Glieder *ohne Muskelkräfte*, allein durch die Reaktionskräfte in den Gelenken im Gleichgewicht gehalten werden können.

In Abb. 59[1] ist die theoretische Lage des Skeletts für die so definierte *Gleichgewichtslage ohne Muskelkräfte* dargestellt.

In dieser Abbildung sind die Mittelpunkte der Gelenke alle übereinander gezeichnet, und zwar alle in einer Ebene liegend. In dieser Ebene liegen dann auch die Teilschwerpunkte der einzelnen Glieder. Das System muß deshalb von sich aus im Gleichgewicht sein.

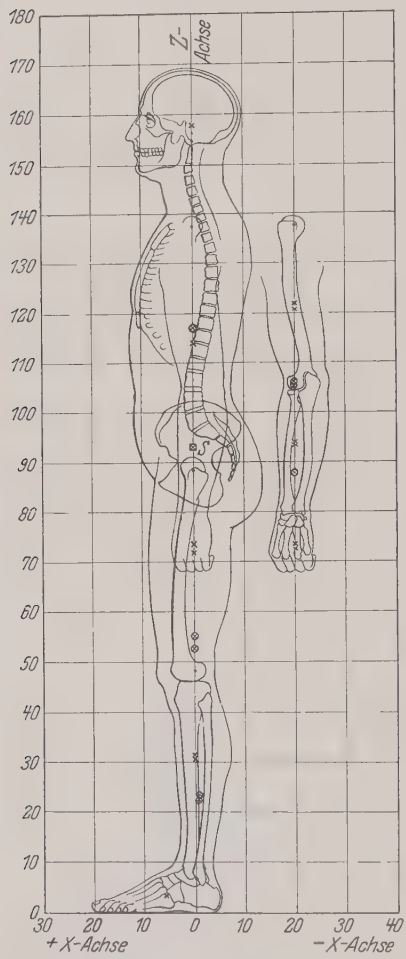


Abb. 59. Schema der „Normal"stellung. × Schwerpunkt eines Gliedes; ⊕ Schwerpunkt eines Gliedersystems; ⊠ *S* Schwerpunkt des ganzen Körpers. (Nach BRAUNE u. FISCHER.)

Abb. 60. „Normal"stellung (vgl. Text). • Projektion der Gelenkmittelpunkte; |·| Projektion der Schwerpunkte von Kopf bzw. Hand; |·| *S* Projektion des Schwerpunkts des ganzen Körpers. (Nach BRAUNE u. FISCHER.)

Die Abb. 60 gibt die Stellung am Lebenden wieder, die der eben definierten Lage der Gelenkmittelpunkte und Teilschwerpunkte entspricht[2].

[1] Aus BRAUNE u. FISCHER: Über den Schwerpunkt des menschlichen Körpers mit Rücksicht auf die Ausrüstung des deutschen Infanteristen. Abh. sächs. Akad. Wiss., Mathem.-physik. Kl. **15**, 561—672 (1889).

[2] BRAUNE u. FISCHER: Zitiert in Anm. 1 (Tafel IV).

In dieser Abbildung befindet sich nur der linke Vorderarm nicht in Normalstellung. Er ist in die Horizontale erhoben, um die Lage des Hüftgelenkmittelpunktes und des Oberschenkels zu zeigen. Man müßte sich den Unterarm um 90° vertikal nach unten gedreht denken.

Braune und Fischer haben diese Stellung „*Normalstellung*" des menschlichen Körpers genannt.

Ruhelagen des Körpers bei aktiver Muskelanspannung.

Druckverteilung im Körper.

Alle anderen Ruhestellungen des Menschen haben eine aktive Versteifung des Körpers zur Voraussetzung. Sie sind also physiologisch keine Ruhehaltungen, da sie ja aktive Muskelspannung erfordern (vgl. S. 182).

Dadurch, daß die Gelenkpunkte nicht mehr, wie bei der Fischerschen „Normallage" in einer vertikalen Ebene stehen, sondern mehr oder minder in verschiedenen vertikalen Ebenen liegen, andererseits aber auch keine vollständige Unterstützung aller Einzelglieder wie bei der horizontalen Ruhelage vorliegt, müssen Drehmomente auftreten, die die Glieder gegeneinander drehen würden, wenn die Drehmomente nicht durch Muskelkräfte kompensiert würden.

Es erwächst deswegen die Aufgabe, bei jeder Körperstellung die Drehmomente, die durch die Teilschwerkräfte an den einzelnen Gliedern hervorgerufen werden, zu bestimmen. Es läuft das auf eine Bestimmung der Druckverteilung in den einzelnen Abschnitten des Körpers hinaus.

Druckverteilung im Fuß.

Eine einwandfreie Bestimmung der Druckverteilung ist bis jetzt nur für den Fuß durchgeführt worden.

Die Bedeutung des Fußgewölbes als Mechanismus zur Verteilung des Körperdruckes auf eine größere Fläche (neben seiner Bedeutung als Schutz für die Weichteile, Nerven, Gefäße usw. an der Unterseite des Fußes) ist zuerst von Bertin[1] erkannt worden. Seine Ansicht wurde heftig bekämpft von Barthez[2], der die damals herrschende Meinung vertrat, daß das Fußgewölbe die Unterstützungsfläche verkleinere und deswegen eine Fehlform sei. Die Form, die die beste für eine große Tragfähigkeit des Fußes ergäbe, sei die Plattfußform. Man könne das auch daraus ersehen, daß alle Leute, die ihre Füße kräftig gebrauchten, Plattfüße hätten. Abramson[3] weist darauf hin, daß diese Streitfrage ein recht schöner Beitrag zur Geschichte des in der Medizin nicht so seltenen Vorkommens von Fällen sei, in denen Ursache und Wirkung verwechselt wurde.

Die *Druckverteilung auf der Sohle* ist auf verschiedene Weise gemessen worden. Seitz[4] betrachtet den auf einem Glas stehenden Fuß des Menschen von unten (durch Spiegelung) und schließt aus dem Grade der Anämie der Haut auf den Druck an der betreffenden Stelle. Frostell[5] läßt den Fuß auf ein Blatt Papier auftreten, das auf einer mit Methylenblau gefärbten und besonders präparierten Unterlage liegt. Es drückt sich an der Stelle des stärksten Druckes die Farbe am stärksten durch und man erhält auf diese Weise einen Fußabdruck. Auch Fährten lassen sich mit dieser Methode abbilden.

Eine quantitative Untersuchung über die Fußdrucke hat Abramson in einer sehr ausführlichen und exakten Arbeit ausgeführt. Abramson wandte die Brinellsche Methode[6] an. Die Abb. 61 ergibt das Schema der Versuchsanordnung. Auf einer Stahlplatte liegt eine Schicht Stahlkugeln. Über die Lage der Stahlkugeln ist eine Bleiplatte gelegt und darauf

---

[1] Bertin: Traité d'osteologie **4**, 162; zit. nach Abramson.

[2] Barthez: Nouvelle mécanique des mouvements de l'homme et des animaux; zit. nach Abramson.

[3] Abramson, E.: Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.) **51**, 174—234 (1927).

[4] Seitz: Z. orthop. Chir. **8**, 37 (1901).

[5] Frostell, G.: Z. Orthop. **47**, 3—54 (1926).

[6] Brinell, J. A.: Baumaterialienkunde **5**, 276 (1900).

steht die Versuchsperson. Durch den Druck des Fußes wird die Bleiplatte je nach der Stärke des Druckes verschieden stark eingedrückt. Aus der Eindrucktiefe läßt sich der Druck berechnen.

Die Abb. 62 ergibt das Resultat eines solchen Versuches. Wie man sieht, ist der Druck verteilt, einmal auf die Ferse und dann auf den Ballen, und zwar in der Weise, daß die Mitte

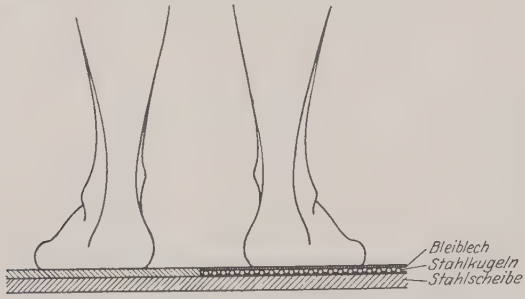


Abb. 61. Versuchsanordnung zur quantitativen Bestimmung des Fußdrucks mit der Brinellschen Methode. (Nach Abramson.)

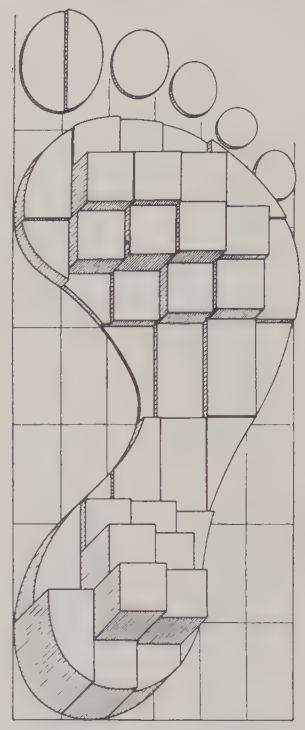


Abb. 62. Druckverteilung auf der Fußsohle. Die Höhen der Säulen geben ein Maß für die Höhe des Druckes an den betreffenden Stellen (vgl. Text). (Nach Abramson.)

des Fußballens den stärksten Druck aufweist. Lange Zeit hatte man angenommen, daß neben der Ferse die vorderen Hauptdruckstellen die Gegend der 1. und 5. Zehe sei.

Abramson hat sich aber nicht begnügt damit, den Druck auf der Sohlenfläche zu bestimmen, sondern hat auch versucht, den Druck der einzelnen Metatarsalknochen festzustellen. Der Druck auf der Sohlenfläche gibt nämlich kein genaues Bild des Druckes der einzelnen Metatarsalknochen. Von den einzelnen Knochen gehen vielmehr Druckkegel auf die Unterlage aus, so daß in der Mitte zwischen zwei Knochen der stärkste Druck auftritt.

Um auch diesen Druck zu messen, wurde unter die Stelle, auf der der *Metatarsalknochen* liegt, eine Stahlkugel eingelegt und der Druck durch Eindrücken einer Bleiplatte untersucht. Das Resultat ist in der Abb. 63 wiedergegeben. Hier sind als Zylinder die Drucke für die einzelnen Metatarsalknochen aufgezeichnet. Beim *Stehen*, wie beim *Zehenstand* ist der Hauptdruck nicht in den mittleren Metatarsalknochen, sondern an der ersten Zehe zu finden. Beim Stehen haben die übrigen Zehen etwa die Hälfte des Druckes auszuhalten wie die große Zehe, beim Zehenstand nimmt der Druck des 2. und 3. Metatarsalknochens sehr stark zu. Der Druck auf den 5. nimmt ab.

Neben der Berechnung der Druckverteilung auf die Fußsohle und die Metatarsalknochen untersucht Abramson die *Druck-* und *Biegungsbeanspruchung* der einzelnen Mittelfußknochen. Er kommt zu dem Resultat, daß der 2. und 3. Mittelfußknochen unter ungünstigen Bedingungen über ihre Festigkeitsgrenze beansprucht werden können, und findet hiermit die Ursache für die klinischen Beobachtungen, daß in mehr als 90% aller Mittelfußknochenbrüchen der 2. und 3. Mittelfußknochen betroffen sind.

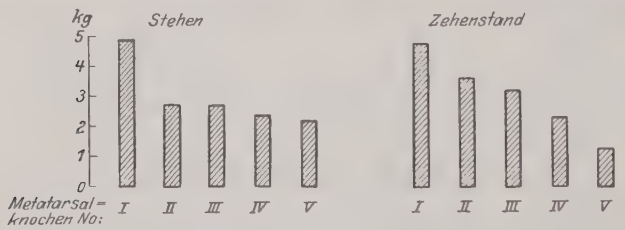


Abb. 63. Graphische Darstellung der Druckverteilung auf die Mittelfußknochen. Stehen und Zehenstand. Metatarsalknochen I bis V. (Nach Abramson.)

Die auf den Knochen lastenden Drucke wirken auf die feinere *Struktur der Knochen* in dem Sinne ein, daß die Knochenbälkchen sich in die Hauptzug- und Druckrichtungen einstellen und dabei in ihrer Lagerung Gesetzmäßigkeiten zeigen, die gewisse Linien und Flächensysteme der Mathematik, die sog. *isogonalen Trajektorien*,

auch haben. Über diese Strukturen hat besonders TRIEPEL[1] gearbeitet und dabei neben den Zugspannungswirkungen bei der Entstehung der Spongiosastruktur auf das Prinzip der harmonischen Apposition hingewiesen, dessen Erörterung hier zu weit führen würde.

In der Abb. 64 ist eine Röntgenaufnahme des Fußes wiedergegeben, die die Struktur der Spongiosa und die Lagerung der Knochenbälkchen in den Zug- und

Abb. 64. Röntgenaufnahme des Fußes zur Demonstration der isogonalen Trajektorien, in die den Zugspannungskurven entsprechend die Knochenbälkchen sich einstellen. (Nach R. FICK.)

Spannungslinien erkennen läßt[2]. Es erscheint nicht ausgeschlossen, daß man aus den Knochenstrukturen auf die Druckkräfte rückwärts wird schließen können. Eine Nutzbarmachung für die Mechanik des menschlichen Körpers hat eine solche Betrachtungsweise allerdings noch nicht zur Folge gehabt.

[1] TRIEPEL, H.: Z. Konstit.lehre **8**, 269—311 (1922).
[2] Vgl. FICK: Handb. d. Anatomie u. Mechanik d. Gelenke **3**, Tafel 18 (1911).

Die Berechnung der Druckverteilung im Fuß hatte den „Normalfuß" in aufrechter Stellung zur Voraussetzung. Durch Abweichung von diesen Bedingungen wird die Berechnung und Bestimmung der Druckverteilung komplizierter. Durch Anlegung von Schuhwerk kann die Druckverteilung eine ganz andere werden. Eine sehr amüsante Zusammenfassung der Beobachtungen und Theorien über die Wirkung von Schuhwerk findet sich bei SCHANZ[1].

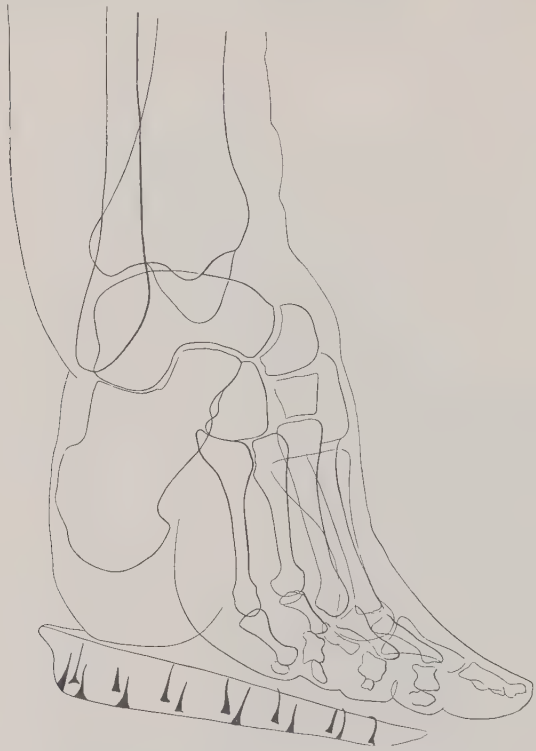


Abb. 65. Röntgenaufnahme des Fußes einer lebenden Chinesin. (Nach R. FICK.)

Wie abweichend von der Norm die Verhältnisse sein können, möge aus der Abb. 65 zu ersehen sein, die das Röntgenbild des Fußes einer lebenden Chinesin[2] wiedergibt. Eine genaue Analyse der in diesem Falle vorliegenden Druckverteilung ist noch nicht gemacht und dürfte mit besonders großen Schwierigkeiten theoretischer Art zu kämpfen haben.

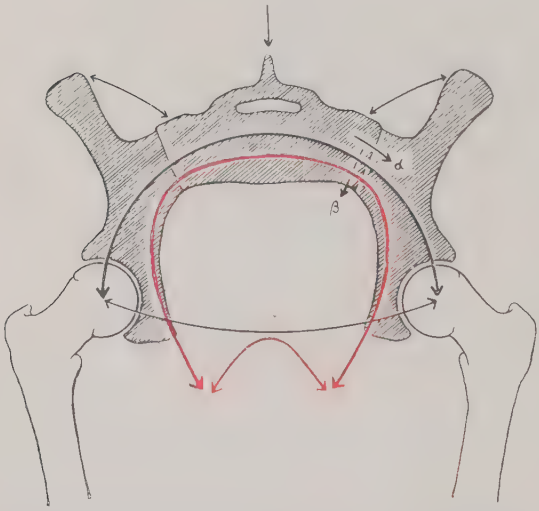


Abb. 66. Gewölbekonstruktion des Beckens. Sägeschnitt in der senkrechten Körperebene. Die schwarze Halbkreislinie entspricht der Belastung der Schenkelköpfe im Stehen, die rote Hufeisenlinie der Belastung der Sitzknorren im Sitzen. Querspannung für die Schenkelköpfe schwarz, für die Sitzknorren rot. (Nach BRAUS.)

Druckverteilung in den übrigen Körperteilen.

Man müßte, ebenso wie bei den Metatarsalknochen des Fußes, so auch für die anderen Körperteile des menschlichen Körpers die Drucke an jeder einzelnen Stelle bestimmen. Erst dann könnte man mit Hilfe der Kenntnis der Muskelkräfte über die Bedingungen bei den verschiedenen Ruhelagen wirklich bindende Aussagen machen.

Für die anderen Körperteile liegen die Verhältnisse für die Druckbestimmungen noch

[1] SCHANZ: Vom Stiefel. Z. orthop. Chir. **47**, 485—510 (1926).

[2] Vgl. R. FICK: Handb. d. Anatomie u. Mechanik d. Gelenke **3**, 658, Fig. 242 (1911).

komplizierter als für den Fuß, und es sind bis jetzt nur Ansätze zur Lösung des so wichtigen Problems vorhanden.

Abb. 67. Extremstellungen der Wirbelsäule bei Vorwärts- und Rückwärtsbewegungen. (Nach R. Fick.)

In der Abb. 66 ist ein Schema der Druckverteilung im menschlichen Becken beim Stehen und Sitzen wiedergegeben, das sich in dem Lehrbuch von Braus[1] findet. Die dort eingezeichneten Linien sollen die Belastungsdrucke im Becken beim Stehen und Sitzen darstellen. Es kann sich dabei aber nur um eine ganz schematische Andeutung der möglichen Druckverteilung handeln.

Noch schwieriger wird die Frage bei der Bestimmung der Druckverteilung in der Wirbelsäule resp. im gesamten Körperstamm.

Die Abb. 67 gibt die Extremstellungen eines Bänderpräparates der Wirbelsäule bei Vorwärts- und Rückwärtsbewegung nach Fick[2], die Abb. 68 dasselbe Präparat bei Rechtskreiselung wieder.

Aus den Abbildungen ist die große Beweglichkeit der Wirbelsäule zu erkennen. Da die Extremstellung nur in den seltensten Fällen angenommen wird, so kommt es bei den übrigen Lagen darauf an, festzustellen, durch welche Kräfte diese Lagen aufrechterhalten werden können. Es müßten also die Druck- und Zugspannungen an jedem Wirbel bekannt sein. Es ist aber vorläufig kein Weg zu sehen, auf dem man in einfacher Weise zu der gewünschten Feststellung gelangen könnte.

Möglicherweise kann hier die Orthopädie richtunggebend eingreifen in die Forschung; denn offenbar hängen die Wirbelsäulenver-

Abb. 68. Nach „Rechts gekreiselte" Wirbelsäule. (Nach R. Fick.)

[1] Braus: Zitiert auf S. 167.

[2] Fick, R.: Handb. d. Anat. d. Mech. der Gelenke III. Teil. Spezielle Gelenk- und Muskelmechanik 1911.

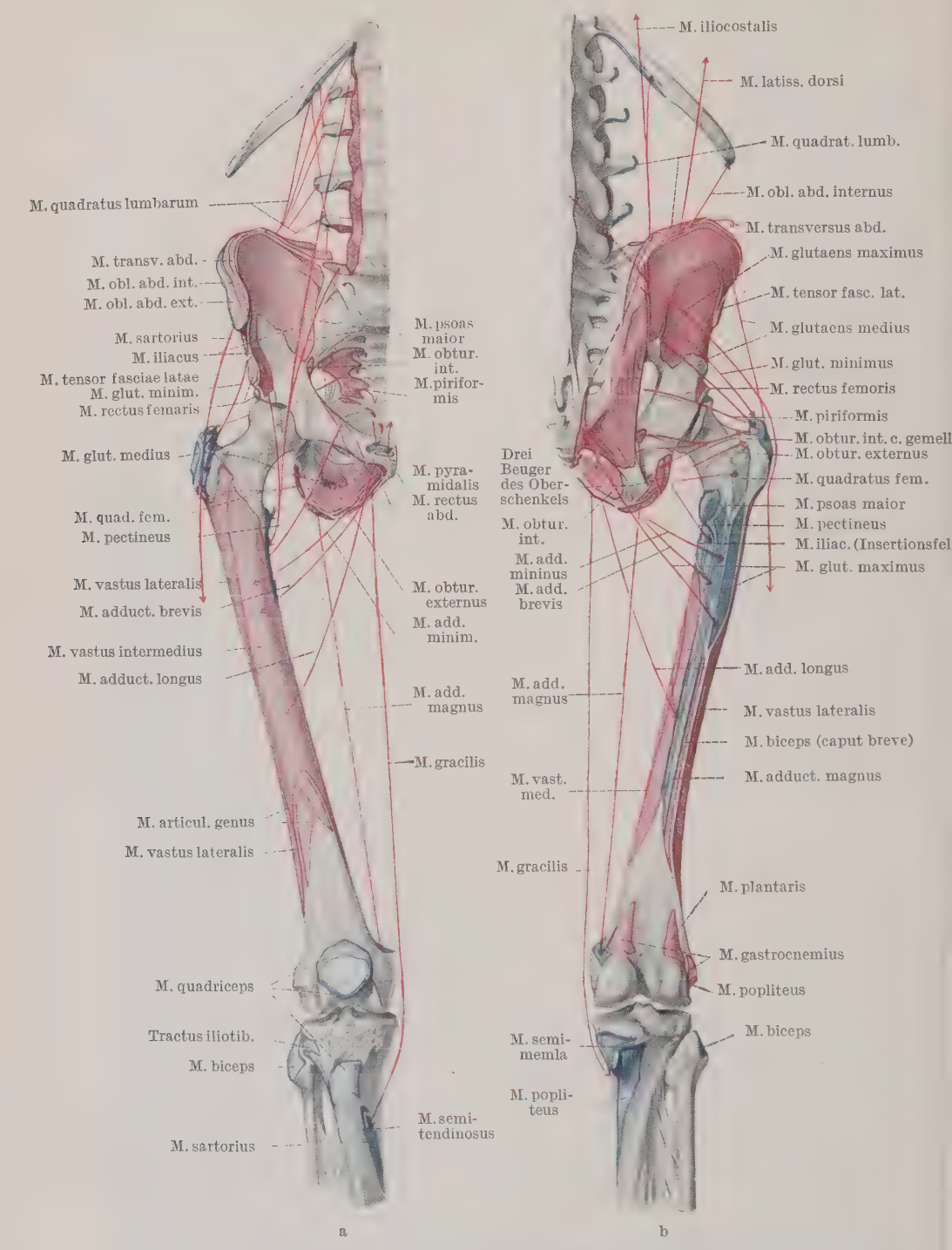


Abb. 69 a und b. Ursprünge (rot) und Insertionen (blau) der Hüftmuskeln: a) Ansicht von vorn, b) von hinten. Die Pfeile geben die Hauptrichtungen der Muskeln in natürlicher Lage an. (Nach Braus.)

krümmungen eng mit den auf den verschiedenen Teilen der Wirbelsäule lastenden Drucken zusammen. Man könnte daher daran denken, aus den Prädilektionsstellen für die Verkrümmung auf die Lage der Druckmaxima zu schließen. Zu bindenden Schlüssen ist man allerdings noch nicht gekommen. In bezug auf die Theorien der Druckverteilung im Körper und besonders in der Wirbelsäule sei auf die orthopädische Literatur verwiesen. Nach einer Ansicht von Pusch[1] lassen Belastungssteigerungen die Wirbelkörper nahezu unberührt und erzeugen nur Zugspannungen im Bandapparat. Es soll dabei der Gallertkern der Zwischenwirbelknorpel als Kugelgelenk wirken können.

Über die Druckverteilung in den übrigen Körperteilen sind bis jetzt kaum mehr als Mutmaßungen geäußert worden.

Muskelkräfte und Gelenkspannungen.

Außer der Kenntnis des statischen Druckes an jeder Körperstelle ist für eine exakte Mechanik der Ruhelagen die Kenntnis der Muskelkräfte und Gelenkspannungen nötig.

In dem theoretischen Teil waren die Methoden besprochen, nach denen man für jedes Gelenk die Drehmomente der Muskeln bestimmen kann. Es waren, allerdings immer nur unter der Annahme der maximalen Innervation, die Drehmomente errechnet worden. Wenn es sich darum handelt, festzustellen, wie groß in einem speziellen Fall die Muskelkräfte und ihre Drehmomente sind, stößt die Bestimmung für den ganzen Körper vorläufig noch auf unüberwindliche Schwierigkeiten.

Die Abb. 69 gibt für das Hüftgelenk die Ursprünge und Ansätze der Hauptmuskelzüge nach Braus wieder. Für eine einwandfreie Deutung einer beobachteten Ruhelage müßten die statischen Drucke und ihre Momente im Gelenk und ebenso die Spannungen sämtlicher Muskelzüge bekannt sein. Berücksichtigt man, daß bei gewissen Extremstellungen auch der Zug der Bänder große Drehmomente geben kann, so wird man ohne weiteres einsehen, daß eine exakte Mechanik in dem angeregten Sinne zur Zeit noch unmöglich erscheint.

So sind die im folgenden zu besprechenden Beobachtungen und Messungen über die Ruhelagen des menschlichen Körpers nur mehr oder minder gültige Abstraktionen der wirklichen Zustände.

Allgemeine Mechanik der Ruhelagen mit Berücksichtigung der Anspannung der Muskeln und Bänder.

Es war schon darauf hingewiesen worden (vgl. S. 182), daß es zwei Arten von Ruhelagen des Körpers gibt, die ohne Muskelspannung aufrecht erhalten werden können, die eine ist die *horizontale Ruhelage*, die dadurch charakterisiert ist, daß die Teilschwerkräfte, die auf die verschiedenen Glieder des menschlichen Körpers wirken, durch die Reaktionskräfte der Unterlage kompensiert werden, die andere ist die *normale Haltung* nach O. Fischer, bei der die einzelnen Glieder senkrecht übereinanderstehen in der Weise, daß die Teilschwerkraft eines Gliedes durch die Reaktionskraft des darunterliegenden Gelenkes kompensiert wird.

Alle *übrigen Ruhelagen* erfordern notwendigerweise aktive Muskelanspannungen.

Wie schwierig dabei die Einsicht in die Größe dieser Kräfte war, möge aus dem Streit, der über die beim aufrechten Stand des Menschen wirkenden Kräfte in der Literatur ausgefochten wurde und von Richer[2] ausführlich besprochen

[1] Pusch: Z. orthop. Chir. **43**, 183—201 (1924); **46**, 345—398 (1925).
[2] Richer, P.: Traité de Physique biologique von G. Weiss. Paris 1901.

wird, ersehen werden. Danach nahm man bis zu den Gebrüdern Weber an, daß das aufrechte Stehen des Menschen durch Muskelkräfte gewährleistet würde (schon bei Fabrice d'Aquapendente). 1836 stellten die Gebrüder Weber die Theorie auf, daß die Spannung der Gelenkbänder des Knies und der Hüfte das aufrechte Stehen ermöglichten. Demgegenüber hat dann Giraud-Teulon die Meinung vertreten, daß es weder die Bänderspannung noch die Muskeltätigkeit im gewöhnlichen Sinne sei, die für das aufrechte Stehen verantwortlich gemacht werden könnte, sondern ein passiver Muskeltonus, während Richer eine aktive Passivspannung annimmt.

Es kann nicht unsere Aufgabe sein, aus der Kenntnis der Anatomie der Gelenke und des Skelettsystems unter Berücksichtigung der möglichen Muskelinnervation die möglichen Gleichgewichtszustände für jedes einzelne Gelenk und für jede Ruhelage abzuleiten. Es sei auf die Lehrbücher von Fick: Handbuch der Anatomie und Mechanik der Gelenke, von Strasser: Muskel- und Gelenkmechanik und die Zusammenstellungen von Demeny und Amar besonders hingewiesen. (Ein ausführliches Verzeichnis von Lehrbüchern findet sich am Anfang des Kapitels.) Es sei nur gestattet, die Mechanik des aufrechten Standes etwas genauer zu erörtern, wobei wir uns bewußt bleiben müssen, daß es sich bei so komplizierten Gleichgewichtszuständen vorläufig nur um eine ganz summarische Beschreibung der wirklich vorliegenden Tatbestände handeln kann.

Der aufrechte Stand.

Bei der Berücksichtigung feinerer Unterschiede liegt offenbar eine Fülle von Ausführungsmöglichkeiten für das aufrechte Stehen vor. Kein Mensch wird in allen Einzelheiten, wenn ihm die Aufgabe gestellt wird, sich seiner Natur entsprechend in aufrechte Haltung zu stellen, seine Muskeln in gleicher Weise innervieren und eine gleiche Stellung der Gelenke einnehmen. Auch werden fast in jedem Moment kleinere oder größere Abweichungen von der einmal angenommenen Haltung eintreten (vgl. S. 184).

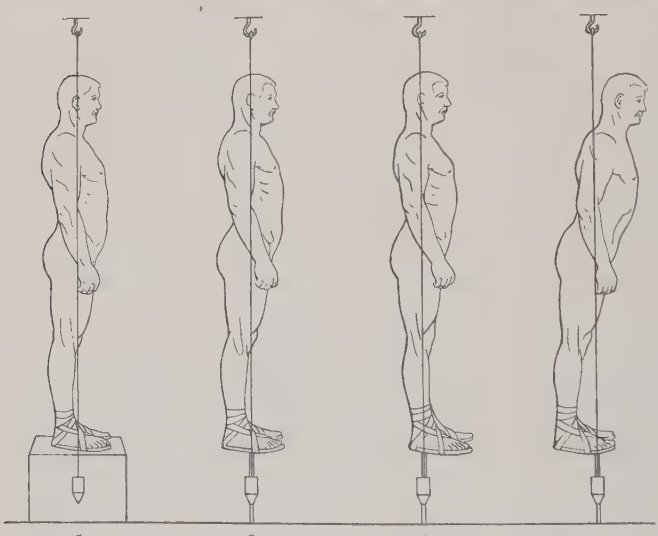


Abb. 70. Bestimmung der Schwerlinie beim aufrechten Stand in verschiedenen Haltungen. (Nach Richer.)

Extremlagen des unbelasteten Körpers mit gleichzeitiger Bestimmung der Verlagerung des Schwerpunktes zeigt die Abb. 70.

Die betreffende Versuchsperson steht dabei mit Holzsandalen auf einer Schneide, und zwar einmal mit der Fußspitze (Nr. 1), dann mit der Mitte des Fußes (Nr. 3) und schließlich mit der Ferse (Nr. 2). In jeder dieser drei Stellungen balanciert sie den Körper aus. In allen drei Stellungen wird die Versuchsperson photographiert. In der Fig. 4 ist dieselbe Versuchsperson bei bequemem aufrechtem Stehen auf breiter Unterlage photographiert. Dabei entspricht die Photographie am meisten der Aufnahme 3, so daß daraus geschlossen werden kann, daß der Schwerpunkt vor dem Fußgelenk liegt in der Weise, wie es durch das Lot angedeutet wird (vgl. S. 184).

In Abb. 71 ist die *bequeme Haltung* nach BRAUNE und FISCHER wiedergegeben. In die Abbildung ist die von BRAUNE und FISCHER errechnete Lage des Schwerpunktes (*S*) und die Lage der Gelenkmittelpunkte als kleine Punkte eingetragen. (Vgl. im übrigen S. 188.) Auch hier läuft die Schwerlinie vor dem Fußgelenk wie in der Abbildung von DEMENY.

Der Schwerpunkt bei dieser Haltung liegt sehr genau über dem Hüftgelenkmittelpunkt. Auch der Kniegelenkmittelpunkt liegt in der Schwerlinie. Da der

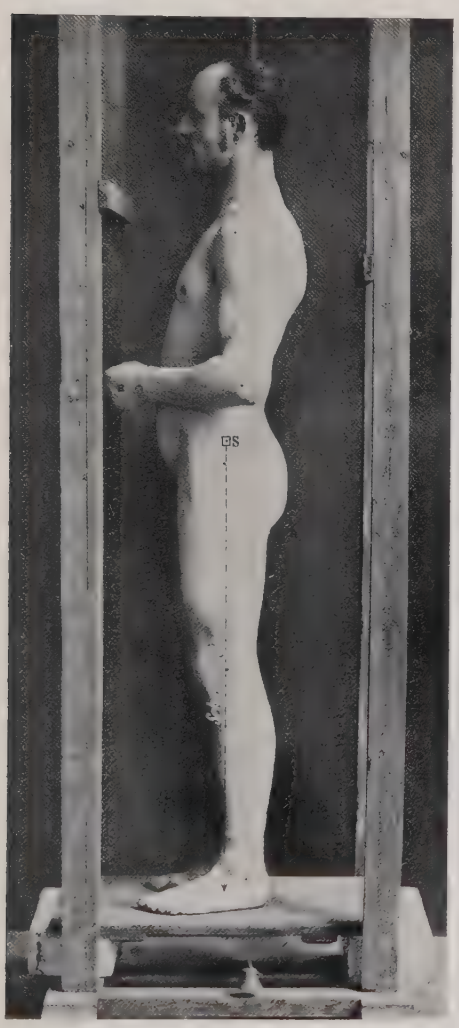


Abb. 71. Die bequeme Haltung. • Projektionen der Gelenkmittelpunkte; ⊡ Projektionen der Schwerpunkte von Kopf und Hand; |·| *S* Projektion des Schwerpunktes des ganzen Körpers. (Nach BRAUNE u. FISCHER.)

Abb. 72. Die militärische Haltung (vgl. Abb. 71). (Nach BRAUNE u. FISCHER.)

Hüft- und Kniegelenkmittelpunkt vor dem Fußgelenkmittelpunkt liegt, so muß notwendigerweise ein Drehmoment der Schwerkraft um den Mittelpunkt des Fußgelenks auftreten, das durch Muskelanspannung kompensiert werden muß.

In Abbildung 71 ist weiter der Schwerpunkt des Kopfes (⊡) eingetragen. Der Schwerpunkt des Kopfes liegt somit vor dem Drehpunkt im Atlanto-occipital-

gelenk (·) und es muß auch hier ein Drehmoment der Schwere durch ein entgegengesetzt gerichtetes Drehmoment der Nackenmuskeln aufgehoben werden. Daß hier aktive Muskelkräfte eingesetzt werden müssen, wird ja durch die alltägliche Erfahrung, nach der der Kopf beim Einschlafen nach vorne sinkt, bestätigt.

Die Abb. 72 gibt eine Photographie der Braune-Fischerschen Versuchsperson in der *militärischen Haltung* wieder. Bei dieser Haltung liegt der Hüftgelenkmittelpunkt nicht mehr über dem Kniegelenkmittelpunkt, sondern ist weiter nach vorne verlagert. Ebenso ist die Schwerlinie weiter nach vorne gerückt. Es treten also neue Drehmomente auf, die durch Muskelkräfte kompensiert werden müssen.

Braune und Fischer haben die *Schwerpunktslage* bei den soeben beschriebenen Haltungen aus der Abweichung dieser Haltungen von ihrer „Normalhaltung" rechnerisch abgeleitet.

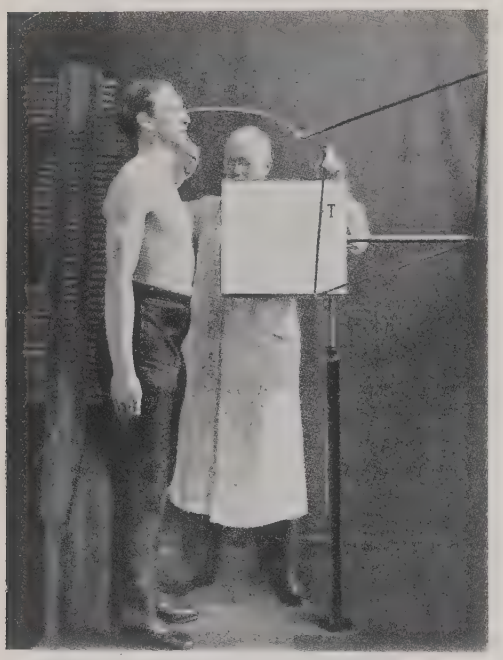


Abb. 73. Thorakograph. (Nach Lindhard.)

Die „Normalhaltung" von Braune und Fischer war, wie auf S. 188 auseinandergesetzt worden war, dadurch definiert, daß die Gelenkmittelpunkte aller Glieder des menschlichen Körpers in einer vertikalen Ebene liegend gedacht werden. Damit liegen nach Fischer auch die Schwerpunkte der einzelnen Körperteile in derselben Ebene. Bei irgendwelchen von der Normalhaltung abweichenden Stellungen der einzelnen Glieder gegeneinander läßt sich die Lage des Gesamtschwerpunktes aus der Größe der Abweichung von der Normalhaltung berechnen. Braune und Fischer haben in der angeführten Abhandlung[1] genaue Vorschriften gegeben für die Berechnung des Schwerpunktes aus den Koordinaten der Abweichungen der Gliederstellung von der Normalhaltung. Es war dabei vorausgesetzt, daß man aus den Verhältnissen bei der Leiche auf die Lage der Teilschwerpunkte der Glieder an einer lebenden Versuchsperson schließen könne. Daß diese Schlüsse nur mit größtem Vorbehalt gezogen werden können, wird aus den Serienuntersuchungen von Scheidt[2] deutlich (vgl. S. 184).

Neben der bequemen, der militärischen und der Normalstellung gibt es eine große Anzahl *anderer Stellungen*, von denen die wichtigsten von Richer[3] ausführlich beschrieben worden sind. Die sogenannte „*gute Haltung*" ist schwer zu definieren und hängt unter anderem auch von der Mode ab.

Asymmetrische Stellungen entstehen, wenn das eine Bein bevorzugt belastet wird, während das andere Bein entlastet ist. In der Anatomie der Künstler spielen die Bezeichnungen Stand- und Spielbein und die dadurch ausgedrückten verschiedenen Belastungsverhältnisse eine große Rolle. Auch hierfür vergleiche man die schon zitierten Werke von Richer und Demeny.

Außer den Stellungen der Beine (Lage der Gelenkmittelpunkte und des Kopfes) beansprucht die *Konfiguration der Wirbelsäule* bei dem aufrechten Stand ein besonderes Interesse. Man hat mit komplizierten Apparaten die Lage

[1] Braune, W. u. O. Fischer: Abh. sächs. Akad. Wiss. **15**, 561—672 (1889).
[2] Scheidt, W.: Z. Konstit.lehre **8**, 259—268 (1922).
[3] Richer, P.: Physiologie artistique. Paris: Doin 1895. — Vgl. auch G. Demeny: Mécanisme et éducation des mouvements. 5. Aufl. Paris: Alcan 1924.

der Dornfortsätze der Wirbelsäule und ihre Beziehung zur Körperkonfiguration unter den verschiedensten Bedingungen bestimmt.

In der Abb. 73 ist ein solcher Apparat, den LINDHARD[1] konstruiert hat, reproduziert. Mit dem Apparat lassen sich die äußeren Konturen des Körpers und damit auch die Krümmungen der Wirbelsäule aufzeichnen. LINDHARD hat ihn gebaut, um damit den Einfluß verschiedener gymnastischer Stellungen auf die Beweglichkeit des Brustkorbes und damit auch auf die Atmung festzustellen.

In der Abb. 74 ist eine Aufnahme mit dem Thorakographen für die normale aufrechte Stellung aufgezeichnet. Auf der rechten Seite der Abbildung sieht man einen sagittalen Querschnitt der Versuchsperson, links vier horizontale Querschnitte in verschiedenen Körperhöhen.

Aufrechter Stand mit Zusatzbelastungen.

Die Gleichgewichtsbedingungen werden geändert, wenn dem menschlichen Körper Zusatzlasten aufgebürdet werden. Für den im militärischen Leben eine so große Rolle spielenden *Tornister* hat O. FISCHER die Gleichgewichtsbedingungen abgeleitet, und zwar mit besonderer Berücksichtigung des Standes auf gegen die Horizontale geneigten Flächen.

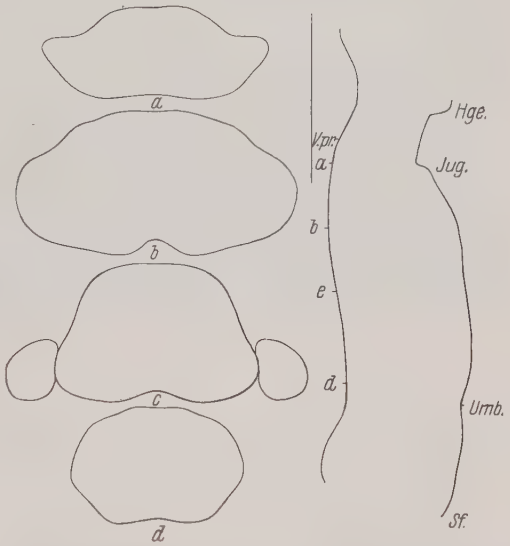


Abb. 74. Längsschnitt- und Querschnittskonturen des lebenden menschlichen Körpers mit dem Thorakographen aufgenommen. *V pr* = Vertebra prominens; *Hge* = Kinn; *Jug* = Jugulum; *Umb* = Umbilicus; *Sf* = Symphysis pubis. (Nach LINDHARD.)

Bei Anhängung einer Last an den aufrechtstehenden Körper muß der Körper nach der der anhängenden Last entgegengesetzten Richtung bewegt werden, damit der Gesamtschwerpunkt Körper + Last wieder über die Unterstützungsfläche fällt. Bei sonst gleichen Verhältnissen wird die Verschiebung um so größer sein müssen, je tiefer die Last hängt. Wenn nun die Fußfläche gegen die Horizontale geneigt ist, so kann es leicht vorkommen, daß die Grenze der Beweglichkeit im Fußgelenk erreicht ist.

Die Grenze haben BRAUNE und FISCHER dadurch bestimmt, daß sie einen mit einem Tornister belasteten Soldaten auf einem gegen die Horizontale drehbaren Brett in aufrechter Stellung sich halten ließen[2]. BRAUNE und FISCHER fanden, daß ein Soldat mit vorschriftsmäßigem Gepäck sich noch bis zu einer Neigung der Fußebene von $41^1/_2{}^\circ$ halten kann, ohne Gepäck bis 47°. Wenn der Tornister vorne auf der Brust getragen wird, kann die Neigung bis zu 50° betragen, bis ein Umkippen erfolgt.

BRAUNE und FISCHER schließen aus ihren Beobachtungen, daß es um so günstiger ist für die *Gleichgewichtserhaltung auf bergigem Terrain*, je höher die Last vom Erdboden getragen wird. Sie finden in dieser Überlegung eine Erklärung für die Tatsache, daß in Gebirgsgegenden die Last vorzugsweise auf

---

[1] LINDHARD, J.: Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.) **47**, 188—261 (1926).
[2] FISCHER u. BRAUNE: Leipziger Ber. **15**, 670.

dem Kopfe getragen wird (Schweizerkäse der Sennen), während auf ebenem Terrain der Rucksack bevorzugt wird.

Andere Ruhelagen.

Wegen der *Sitzhaltungen*, die im engen Zusammenhang stehen mit den Wirbelsäulenverkrümmungen, sei besonders auf die *orthopädischen Lehrbücher* verwiesen. Auch von anderer Seite (Arbeitsphysiologie und Gewerbehygiene) haben in neuerer Zeit die Sitzhaltungen wissenschaftliche Bearbeitung gefunden. Eingehend sind sie behandelt in einer noch nicht veröffentlichten Arbeit von HEBESTREIT[1], auf die hier aufmerksam gemacht werden soll.

Abb. 75. Schlangenmensch. (Nach MOLLIER.)

Die folgende Abbildung (Abb. 75), der *extreme Beweglichkeiten* der *Wirbelsäule* zugrunde liegen, möge nur als Beispiel für die Vielseitigkeit der Bewegungsmöglichkeiten dienen. Eine einigermaßen befriedigende Einsicht in das Zustandekommen einer solchen Haltung und die dabei wirksamen Kräfte dürfte noch lange nicht erreicht werden können.

Über den Gang des Menschen.

Die Gangbewegung ist von allen aktiven Bewegungsarten des Menschen (die passiven Bewegungsarten kommen für unsere Besprechung nicht in Betracht) praktisch die wichtigste. Denn jeder Mensch, solange er nicht krank im Bett liegt, geht täglich eine gewisse Strecke, die im allgemeinen in bezug auf ihre Länge außerordentlich unterschätzt wird. Nach BENEDICT und MURSCHHAUSER dürfte es wenig Menschen geben, die täglich weniger als 2 km gehen. Die durchschnittlich von einem „Gelehrten mit sitzender Lebensweise" durchgangene Wegstrecke ist nach den Messungen von BENEDICT[2] mit einem Pedometer 11 km. „Hausfrauen, Briefträger, Soldaten und Angehörige ähnlicher Berufe gehen täglich sehr viel längere Strecken".

Was für die Ruhelagen des Menschen gilt, nämlich daß für die Ausführungen eine fast unübersehbar große Fülle von Möglichkeiten vorliegt, gilt in noch viel höherem Maße vom Gang des Menschen. Es ist ja möglich, einen Menschen an dem Geräusch, das das Aufsetzen seines Fußes erzeugt, zu erkennen, ohne ihn zu sehen. STERNE führt in seiner „Empfindsamen Reise" aus, wie anregend es sei, hinter unbekannten Menschen herzugehen, ihre Haltung und Bewegung zu verfolgen und wie es möglich sei, aus der Art ihres Gehens auf ihr Temperament und ihre Erlebnisse zu schließen.

---

[1] HEBESTREIT: Physiologische Grundlagen zur Frage der Arbeitsstellung und des Arbeitssitzes. Zbl. Gewerbehyg. Januar 1930.

[2] BENEDICT u. MURSCHHAUSER: Zitiert auf S. 180.

Jeder Mensch hat offenbar eine besondere Art zu gehen. Es ist die Frage, ob diese besondere Art nicht durch gewisse allgemeine Merkmale überlagert ist. Wenn das nicht der Fall wäre, dann würde eine Analyse der Gangbewegung stets nur für den untersuchten Einzelfall gelten. Gibt es aber neben diesen individuellen Abweichungen allgemeine Gesetzmäßigkeiten für den Gang, so wird man aus der Analyse eines Einzelfalles auch die allgemeinen Gesetzmäßigkeiten finden können.

H. v. Meyer[1] schreibt, daß es überhaupt gar *keinen typischen Gang* geben kann und daß das Einzig-Typische, was sich an dem Gang der verschiedenen Individuen erkennen läßt, das sei, daß alle sich mit Hilfe der Beine vorwärts bewegen. H. v. Meyer hat dieser seiner Ansicht insofern selbst widersprochen, als er ein umfangreiches Werk[2] über physiologische Mechanik geschrieben hat und darin u. a. auch eine allgemeine *Theorie des Ganges* aufgestellt hat.

Zweifellos gibt es gewisse allgemeine Merkmale bei der Gangbewegung. Schon aus der bloßen Beobachtung eines gehenden Menschen kann man einige immer *wiederkehrende Bewegungen* erkennen. Offenbar besteht das Gehen in einem abwechselnden Vorsetzen des einen Beines vor das andere. Dabei wird immer ein Bein als Stütze des Körpers gebraucht, während das andere vorgeschwungen wird. Man spricht daher von einem *Stand-* oder *Stützbein* und einem *Hang-* oder *Schwungbein*. Die zeitlichen Verhältnisse der Bewegungen, ja ihre Ursachen lassen sich bis zu einem gewissen Grade mit verhältnismäßig einfachen Mitteln analysieren, wie das Beispiel der Gebrüder Weber[3] zeigt, die den Mechanismus des Ganges bis zu einem hohen Grade der Annäherung richtig erkannt haben.

Eine genaue Analyse erfordert allerdings sehr große Hilfsmittel.

Registrierung der Gangbewegung.

Da bei der Kompliziertheit der beim Gang ablaufenden Bewegungsvorgänge ein Aufbau der Bewegung aus den Grundelementen sich von selbst verbietet, müssen wir von der Beobachtung und Registrierung der wirklich eintretenden Bewegung ausgehen und zu einem Verständnis der Ursachen dieser Bewegung zu kommen suchen. Die genaueste Beobachtung bzw. Registrierung der Gangbewegung ist daher das erste Erfordernis.

Die besten Unterlagen erhalten wir durch die *photographische Registrierung* der Gangbewegung. Da die Aufnahmemethoden ausführlich auf S. 174ff. besprochen wurden, können wir direkt zur Diskussion der Aufnahmeresultate übergehen. Da die Gangbewegung eine räumliche Bewegung ist, sind theoretisch mindestens zwei gleichzeitige Aufnahmen von verschiedenen Seiten aus nötig. Praktisch kommt man oft mit einer Ausnahme aus.

Die Abb. 76 ist dem klassischen Werk von Muybridge[4] entnommen und zeigt eine photographische Aufnahme der Gangbewegung. Die Bilder, am Beginn der Entwicklung der Photographie der Bewegung und vor der Erfindung des eigentlichen Kinoprinzips aufgenommen, sind doch in ihrer Art schon vollendet. Was die Photographie als solche leisten kann, ist hier schon herausgeholt.

In der Abb. 77 ist eine Aufnahme des gewöhnlichen Ganges nach Marey wiedergegeben.

---

[1] v. Meyer, H.: Biol. Zbl. **1**, 402; zit. nach O. Fischer: Gang V, 329.

[2] v. Meyer, H.: Die Statik und Mechanik des menschlichen Knochengerüstes. Leipzig 1873.

[3] Weber, Gebrüder W. u. E.: Mechanik der menschlichen Gehwerkzeuge. Göttingen 1836.

[4] Muybridge: Zitiert auf S. 176.

Die Abb. 78 ist eine Aufnahme von BRAUNE und FISCHER und schließlich die Abb. 79 eine Aufnahme von BERNSTEIN.

Um die Aufnahmeresultate der Abb. 79 deutlicher zu machen, sind in der Abb. 80 die zeitlich zusammengehörigen Punkte miteinander verbunden, und zwar

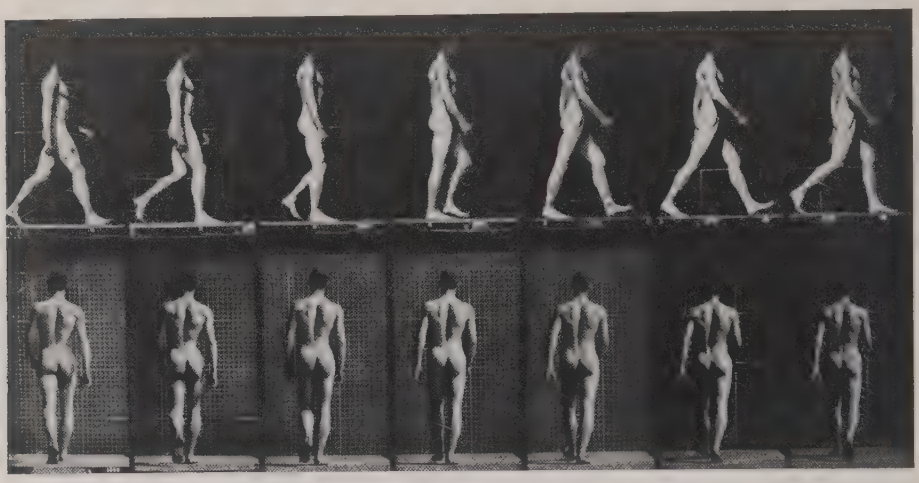


Abb. 76. Gangaufnahme von MUYBRIDGE (bzgl. des Aufnahmeverfahrens vgl. S. 176).

für die Hauptphasen des Ganges (vgl. S. 209). Die Ähnlichkeit des Bewegungstypus bei BERNSTEIN mit der bei MUYBRIDGE, MAREY usw. fällt sofort in die Augen.

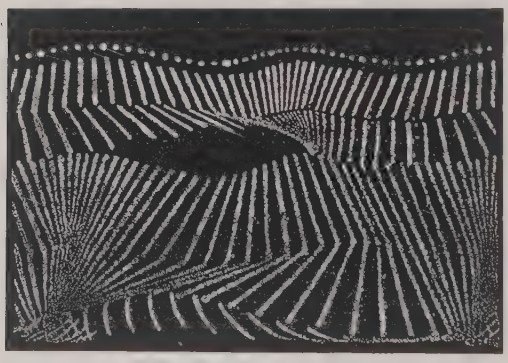


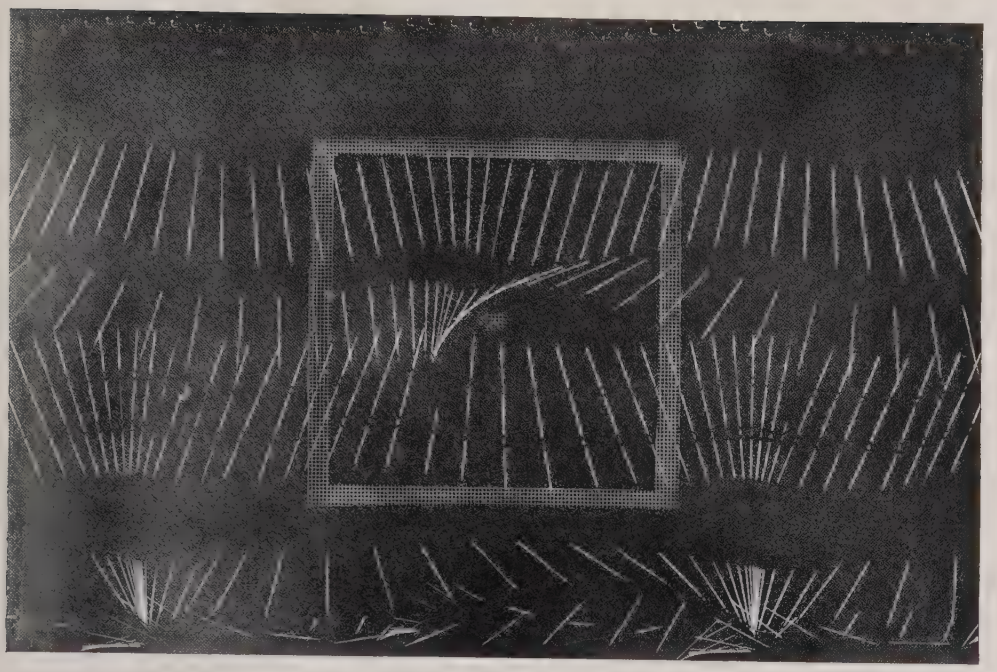
Abb. 77. Chronophotographische Aufnahme des Ganges (bzgl. des Aufnahmeverfahrens vgl. S. 176). (Nach MAREY.)

Zur Veranschaulichung der beim Gang ihrer Versuchsperson ablaufenden Bewegungsvorgänge haben BRAUNE und FISCHER mit Hilfe ihrer photographischen Aufnahmen *Drahtmodelle* in der Weise konstruiert, daß sie die einzelnen Stellungen des Körpers beim Gang durch eine Drahtkonstruktion darstellten und alle die einzelnen auf diese Weise gewonnenen Darstellungen der Gangphasen hintereinander räumlich so aufstellten, wie sie beim Gang räumlich-zeitlich hintereinander zu beobachten sind.

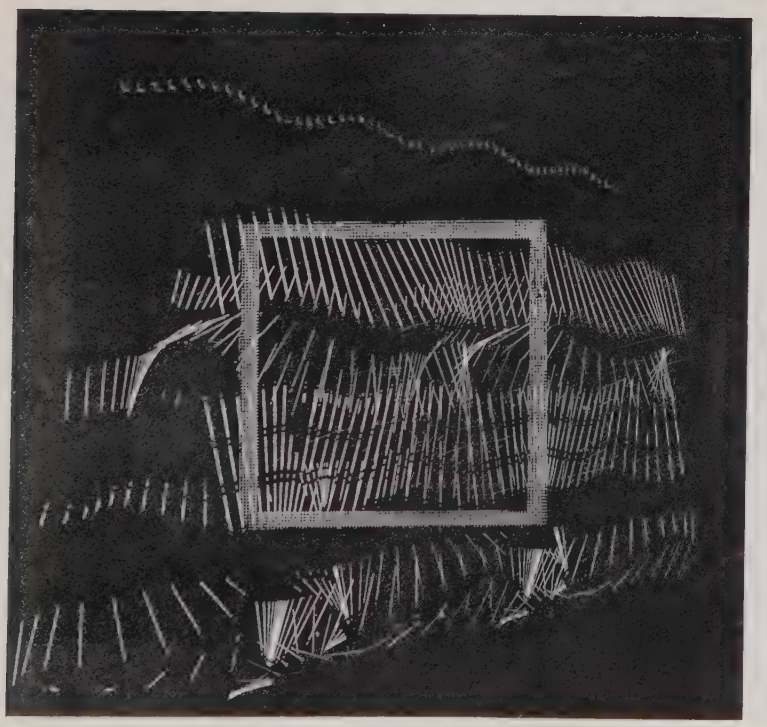
Die Abb. 81 gibt ein solches von BRAUNE und FISCHER konstruiertes Drahtmodell des Ganges wieder.

Kinematik der Gangbewegungen.

Aus den photographischen Aufnahmen der Gangbewegung lassen sich die Bewegungen von wichtigen Punkten des menschlichen Körpers ableiten. Die Darstellung dieser Bewegung geschieht dabei, wenn man sie nicht, wie in dem FISCHERschen Modell, räumlich zur Anschauung bringen will durch Projektion auf eine bestimmte Ebene. Man erhält dann mehr oder minder komplizierte Wegkurven



a) Ansicht von links.



b) Ansicht von vorn links.

Abb. 78 a und b. Gangaufnahmen. Frequenz der Aufnahmen: 26,09 in der Sek. (bezüglich des Aufnahmeverfahrens vgl. S. 177). (Nach BRAUNE u. FISCHER.)

der einzelnen Körperpunkte. Man kann am einfachsten die Bewegungsform der Gelenkpunkte deutlich machen, da die Gelenkpunkte von außen am leichtesten zu bezeichnen sind.

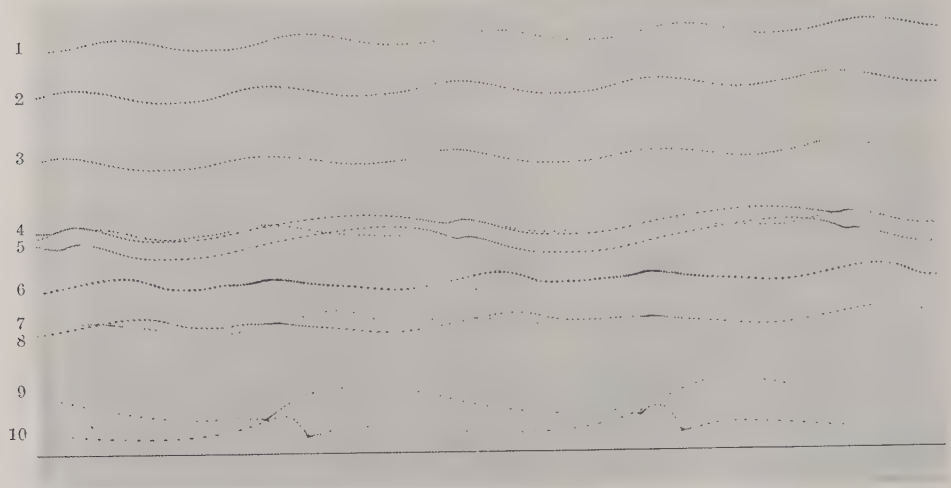


Abb. 79. Gangaufnahme (bezüglich des Aufnahmeverfahrens vgl. S. 176). Nr. der Projektionen von oben nach unten: 1. Oberster Rand der Ohrmuschel (ungefährer Kopfschwerpunkt). 2. Schultergelenk. 3. Ellbogengelenk (Epicondylus lat. hum). 4. Handgelenk. 5. Schwerpunkt der Hand (Mittelhand-Fingergelenk des 3. Fingers). 6. Mitte des Oberschenkels. 7. Kniegelenk. 8. Kniegelenk der anderen Körperseite. 9. Fußgelenk (Malleol. lat. fib.). 10. Fußspitze (Frequenz der Aufnahmen: 88 in der Sekunde). (Nach Bernstein.)

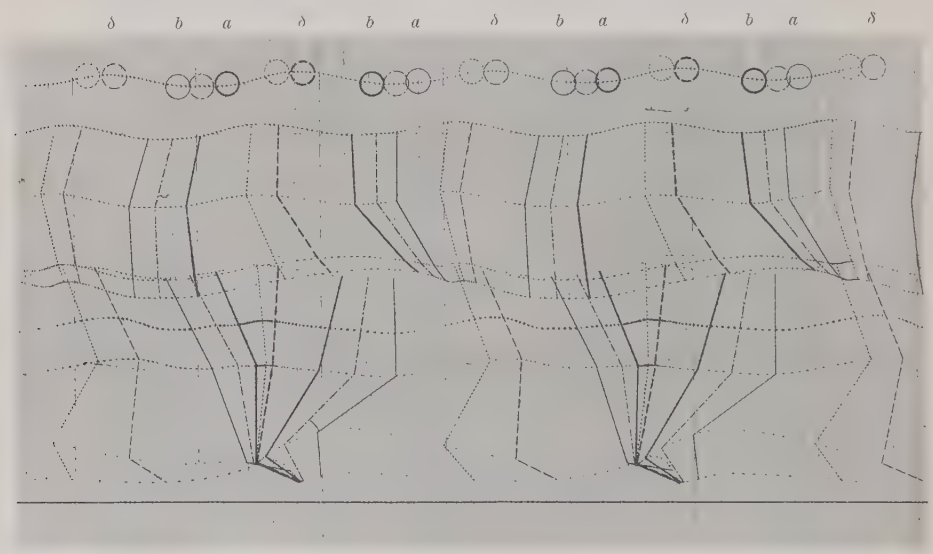


Abb. 80. Gangaufnahme nach Bernstein mit Einzeichnung der Hauptgangphasen (vgl. Abb. 79 und Text). Die Originalaufnahmen wurden mir von Herrn Bernstein liebenswürdigerweise zur Verfügung gestellt, wofür ich ihm auch an dieser Stelle meinen besten Dank sage.

Wenn man annimmt, daß die Schwerpunkte der einzelnen Glieder des menschlichen Körpers in den Gliedern eine feste Lage haben, so kann man aus

den beobachteten Bewegungen der Gelenkpunkte auch die Bewegung der Teilschwerpunkte ohne weiteres ableiten. Durch die auf S. 186 dargestellte Konstruktion der Schwerpunktslagen eines Körpersystems aus den Lagen der Teilschwerpunkte läßt sich dann offenbar auch aus den Bewegungskurven der Teilschwerpunkte die *Bewegungskurve des Gesamtschwerpunktes* errechnen.

Eine auf diese Weise von FISCHER[1] berechnete Bewegungskurve des Gesamtschwerpunktes des menschlichen Körpers beim Gang, eingezeichnet in eine seiner Aufnahmen, ist in der Abb. 82 zu sehen.

Ein Vergleich der Schwerpunktsbewegung mit der Bewegung anderer Punkte (z. B. des Hüftgelenkes) zeigt, daß die Unterschiede in der maximalen Amplitude

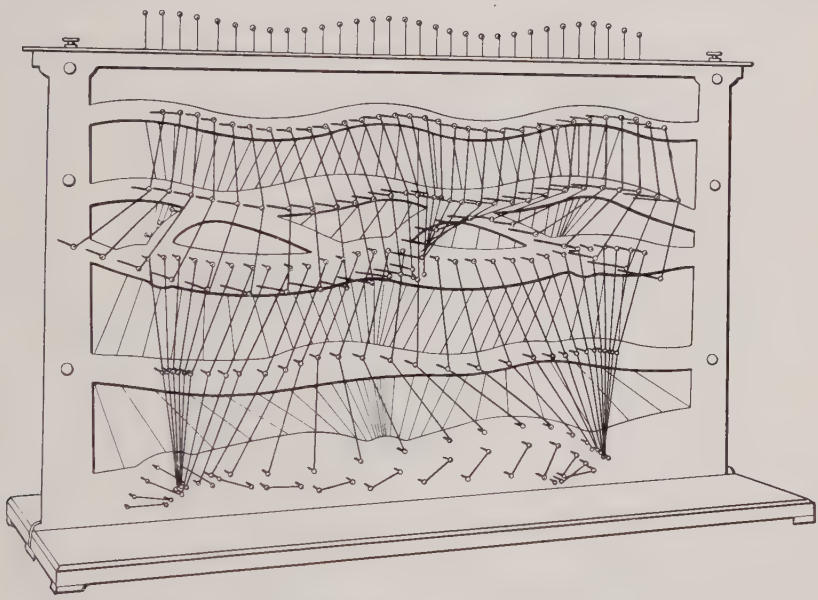


Abb. 81. Drahtmodell zur Demonstration der Gangbewegung. (Nach BRAUNE u. FISCHER.)

nicht sehr erheblich sind. Für weniger exakte Untersuchungen kann man sich daher unter Umständen die äußerst mühsame Berechnung der Schwerpunktsbahn sparen (vgl. darüber S. 181 und 219).

In der Abb. 83 ist die Wegkurve des Schwerpunktes in der Gangebene gezeichnet. Die Abb. 84 gibt die Projektionen der Schwerpunktsbewegung auf die drei Koordinatenebenen wieder. Es ist dabei das Koordinatensystem mit der mittleren Ganggeschwindigkeit mitbewegt gedacht. Man erhält so die Bahnkurven des Schwerpunktes.

Eine räumliche Darstellung der Schwerpunktsbewegung hat MAREY gegeben (vgl. Abb. 85).

Zum Vergleich sind in Abb. 86 drei Wegkurven des Gesamtschwerpunktes übereinander gezeichnet. Die oberste Kurve gibt die Kurve des Gesamtschwerpunktes bei langsamem Gang (nach einer Berechnung von BERNSTEIN), die mittlere bei raschem Gang (BRAUNE und FISCHER) und die unterste beim Lauf (BERNSTEIN) wieder.

---

[1] FISCHER, O.: Gang II, Tafel III.

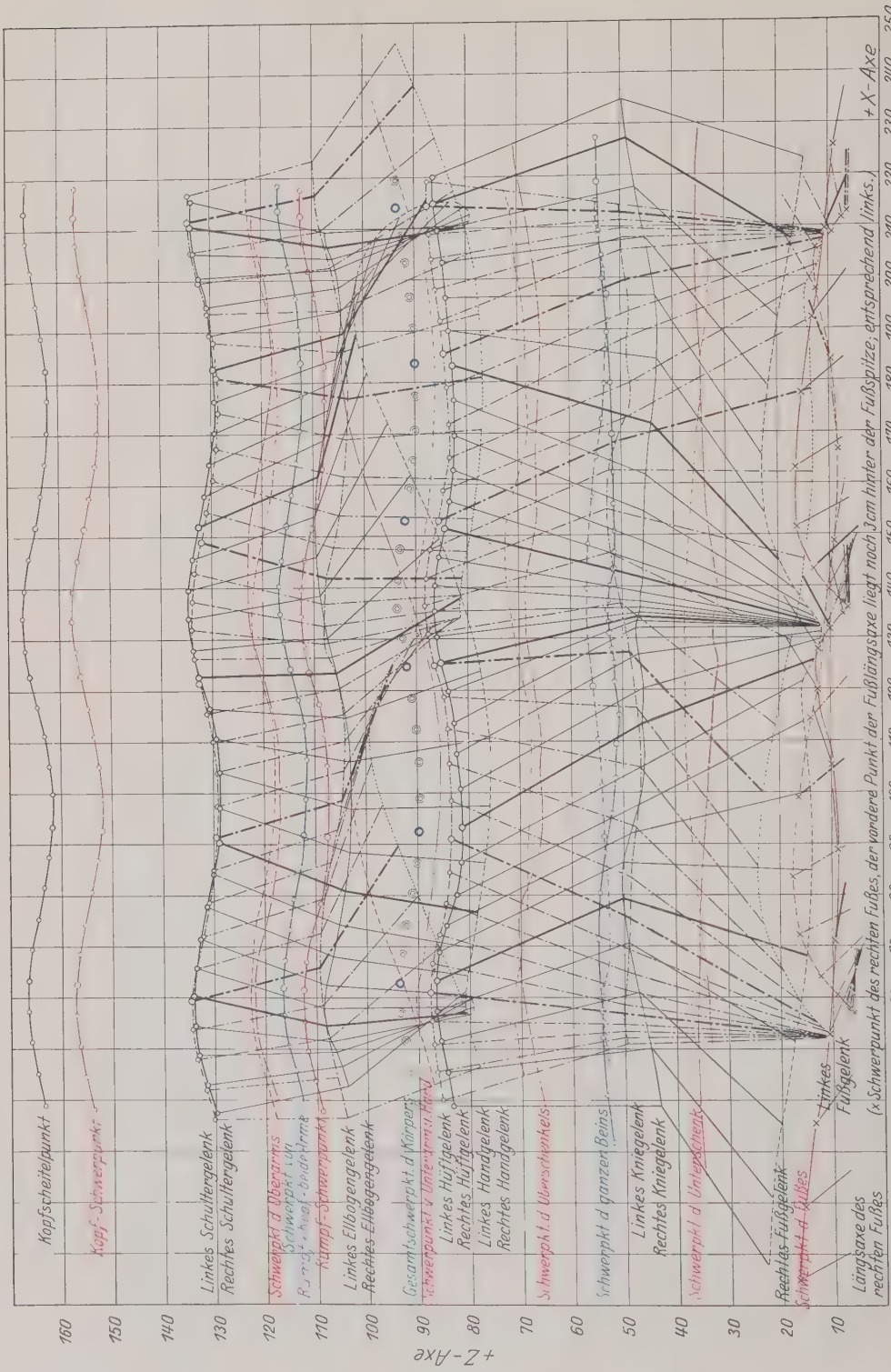


Abb. 82. Umzeichnung einer Gangaufnahme von Braune u. Fischer mit Einzeichnung der berechneten Bahnen der Schwerpunkte von Rumpf + Kopf + beide Arme, des Schwerpunktes des ganzen Beines und des Gesamtschwerpunktes. Die Koordinaten bedeuten Zentimeter. Frequenz der Aufnahmen: 26,09 in der Sekunde. (Nach Fischer.)

Aus dem Abstand der einzelnen Punkte, die ja gleichen Zeitintervallen bei den einzelnen Aufnahmen entsprechen, läßt sich die *Geschwindigkeit* des *Gesamtschwerpunktes* und daraus seine *Beschleunigung* feststellen.

Schon aus dem bloßen Anblick der Kurven ersieht man, daß in vertikaler Richtung die Gesamtmasse des Körpers bei der Gangbewegung nicht ausbalanciert ist, vielmehr tritt eine beträchtliche Verschiebung im Sinne einer Hebung und Senkung ein. Auch in sagittaler Richtung, also in der Richtung des Ganges, ist die menschliche Maschine bei der Bewegung nicht im dynamischen Gleichgewicht, es tritt

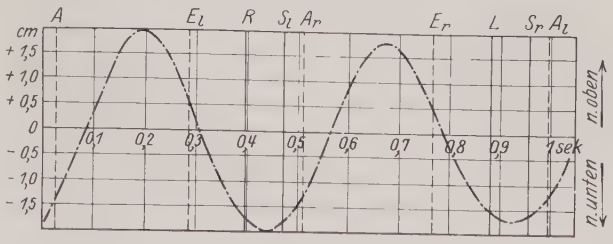


Abb. 83. Wegkurve des Schwerpunkts beim Gang, projiziert auf die Gangebene (sagittale Ebene). (Nach FISCHER.)

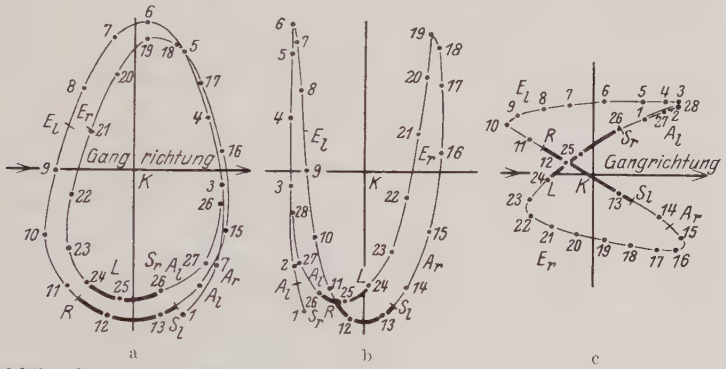


Abb. 84. Projektion der relativen Bahn des Schwerpunkts des menschlichen Körpers. a) Auf die Gangebene (Ansicht von rechts). b) Auf die zur Gangrichtung senkrechte Ebene (Ansicht von Mitte). c) Auf die Horizontalebene (Ansicht von oben). (Nach FISCHER.)

vielmehr abwechselnd eine Verzögerung und Beschleunigung des Gesamtschwerpunktes ein. BERNSTEIN[1] vergleicht deshalb die Bewegung des Körperschwerpunktes mit der Bewegung eines Kügelchens, das ohne Reibung auf einer wellenförmigen Bahn rollt.

Abb. 85. Räumliche Darstellung der Schwerpunktsbewegung. (Nach MAREY.)

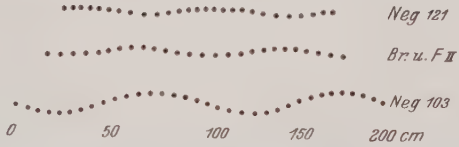


Abb. 86. Drei Wegkurven des Gesamtschwerpunkts: obere Kurve bei langsamem Gang (nach BERNSTEIN), mittlere Kurve bei raschem Gang (BRAUNE u. FISCHER), unterste Kurve beim Lauf (nach BERNSTEIN).

Dynamik der Schwerpunktsbewegung.

Eine genaue Analyse der Schwerpunksbewegung und der wirksamen Kräfte gibt allerdings erst die ausführliche Berechnung. Aus der registrierten Bewegung kann man offenbar durch Differentiation die *Geschwindigkeiten* und durch eine nochmalige Differentiation die *Beschleunigungen* errechnen. Die Methoden sind im methodischen Teile (S. 179) angedeutet worden.

[1] BERNSTEIN: Zitiert auf S. 177.

Errechnet man mit ihrer Hilfe die Beschleunigungen des Gesamtschwerpunktes, indem man sie nach den Koordinatenrichtungen zerlegt, so erhält man nach Multiplikation mit der Gesamtmasse die *Kräfte*, die in den betreffenden Richtungen auf den Gesamtschwerpunkt wirken.

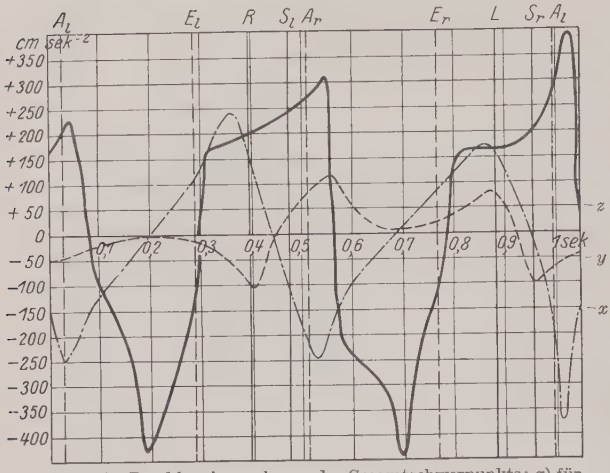


Abb. 87. Beschleunigungskurve des Gesamtschwerpunkts: x) für die Bewegung in der Gangrichtung, y) für die Bewegung in der Seitenrichtung, z) für die Bewegung in der vertikalen Richtung. (Nach FISCHER.)

Die auf den Gesamtschwerpunkt wirkenden Kräfte sind nicht konstant, sondern wechseln periodisch in ihrer Stärke. Wenn man von Reibungskräften der Luft absieht, können diese wechselnden Kräfte nur von den *Reaktionskräften des Fußbodens* herrühren, also Fußdrucke darstellen. Denn nur die Reaktionskräfte können neben der Schwerkraft als äußere Kräfte wirksam sein. Und äußere Kräfte müssen es ja sein, die hier wirken, da innere Kräfte die Bewegung des Schwerpunktes nicht beeinflussen können.

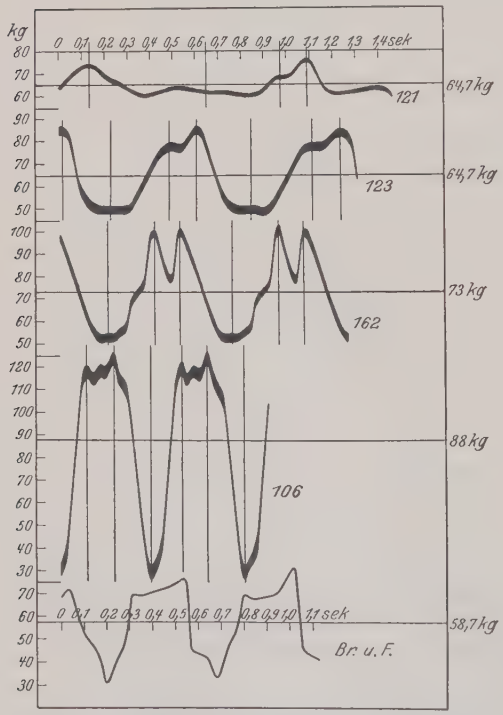


Abb. 88. Vertikale Komponente der Stützreaktion beim Gang. Negativ 121, 123, 162, 106 nach Berechnungen von BERNSTEIN. B.-F. II nach Berechnungen von BRAUNE und FISCHER (vgl. Text).

Für die vertikale Komponente muß diese Kraft also gleich dem *vertikalen Fußdruck* oder, wie BERNSTEIN sich ausdrückt, gleich der Gesamtstützreaktion in dieser Richtung sein. Entsprechendes gilt für die sagittale und frontale Richtung.

Die von FISCHER an seiner Versuchsperson errechneten Gesamtkräfte auf den Körperschwerpunkt gibt die Abb. 87 wieder. Die Kurven stellen dabei die Beschleunigung bzw. die Kräfte in den drei Koordinatenrichtungen dar.

Für die Kurven, die die Beschleunigungen in der Gangrichtung (x) und in der Seitenrichtung (y) darstellen, ist die Darstellung nicht mißverständlich.

Für die dritte Kurve (z), d. h. für die Beschleunigung in der vertikalen Richtung, ist die konstante Erdbeschleunigung noch hinzuzuaddieren. Wenn also die Beschleunigungskurve die Nullinie kreuzt, so bedeutet dies, daß in diesem Augenblick die Resultante der vertikalen Kräfte Null ist, d. h., daß die Beschleunigung, die durch die Schwerkraft erzeugt wird, gerade kompensiert wird durch eine Kraft, die gleich groß und entgegengesetzt der Schwerkraft gerichtet ist, d. h. daß

der vertikale Fußdruck (Stützreaktion) gleich dem Gewicht des Körpers ist. Weicht die Kurve nach oben ab, so bedeutet das, daß der vertikale Fußdruck größer ist, als dem Körpergewicht entspricht usw.

In der Abb. 88, die eine Zusammenstellung von mehreren Versuchen von BERNSTEIN mit dem Resultat von FISCHER darstellt, ist deshalb als Ordinatengröße direkt das Gewicht bzw. seine durch die Zusatzkräfte bedingten Schwankungen aufgetragen. Um einen Vergleich mit dem FISCHERschen Resultat ermöglichen zu können, habe ich in die Abbildung in der Höhe des Gewichts der betreffenden Versuchsperson eine Ordinatenlinie eingezeichnet, die der Abszissenachse in der FISCHERschen Abbildung entspricht.

Wie aus der Abb. 88 hervorgeht, sind die Kurven für die vertikale Beschleunigung des Körperschwerpunktes, also für die Fußdrucke, beim Gang für jede Versuchsperson ein wenig anders. Immerhin kann man zwei deutliche Maxima (in den Kurven der Abb. 88 die Ausschläge nach oben[1]) und ein Minimum (Ausschlag nach unten) bei jedem Schritt unterscheiden.

Beziehungen der Dynamik der Schwerpunktsbewegung zu den Gangphasen.

Die Maxima und Minima kann man benutzen, um die Gangbewegung in verschiedene Phasen einzuteilen.

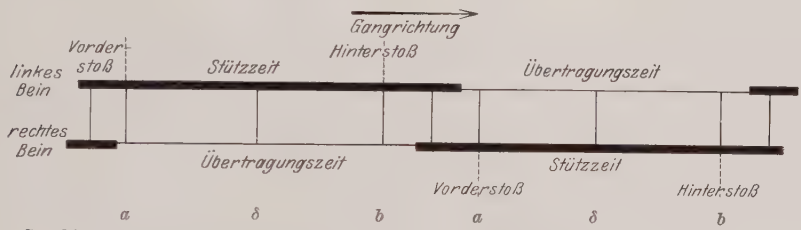


Abb. 89. Graphische Darstellung der Beziehung zwischen den Berührungszeiten der Beine mit dem Boden und den verschiedenen Gangphasen. (Nach BERNSTEIN; vgl. Text.)

In der Abb. 89 sind diejenigen Stellungen des Körpers eingezeichnet, die den Maxima und Minima der Stützreaktion (also des Bodendruckes) entsprechen. Das Maximum (a) fällt offenbar in die Zeit kurz nach dem Aufsetzen des Standbeines, nachdem das Schwungbein seine Schwingung gerade begonnen hat. Das Minimum (δ) fällt fast mit dem Moment des Passierens des Schwungbeines an dem Standbein vorbei zusammen, und das zweite Maximum (b) tritt kurz vor dem Schluß der Standphase des Standbeines und etwas vor dem Ende der Schwungphase des Schwungbeines auf.

Beim Maximum a liegt das Stützbein vor dem Körperschwerpunkt; das Maximum kommt dabei in der Weise zustande, daß der Körperschwerpunkt von dem Stützbein aufgefangen wird und dem Schwerpunkt einen Stoß erteilt, der eine Komponente nach oben, eben das Maximum ergibt.

FISCHER (vgl. Abb. 87, S. 208) teilt die Gangphasen nicht nach den Maxima und Minima, sondern nach den Fußstellungen ein.

Er bezeichnet mit R den Moment, in dem die rechte Hacke den Boden berührt, entsprechend links mit L. Den Moment des Aufsetzens des ganzen Fußes mit A_r bzw. A_l; mit E_r und E_l den Beginn des Abwickelns des Fußes und mit S_r und S_l den Beginn des Schwingens.

[1] Die Maxima und Minima sind in der Abb. 88 durch Vertikalstriche besonders gekennzeichnet. Leider sind aus Versehen die Bezeichnungen b, δ, a für die Maxima und das Minimum an den betreffenden Vertikalstrichen fortgelassen worden. Hoffentlich wird dadurch nicht unklar, was unter den Maxima und Minima zu verstehen ist.

Es ist wohl leicht einzusehen, daß die Bernsteinsche Bezeichnung der Gangphasen nach den dynamischen Prinzipien besser ist, als die Bezeichnung von Fischer nach den Fußstellungen. Denn durch die Maxima und Minima werden die eigentlichen Ursachen erst richtig erkannt, während bei Fischer ein mehr äußerliches Einteilungsprinzip gewählt ist.

In der Abb. 90 sind die sagittalen Komponenten der Kräfte auf den Gesamtschwerpunkt für dieselben Versuchspersonen, für die in Abb. 88 die vertikalen Komponenten gegeben sind, aufgezeichnet. Besonders die Kurven 121, 123 und B.-F. II sind einander sehr ähnlich, während die anderen Kurven doch recht erhebliche Abweichungen zeigen.

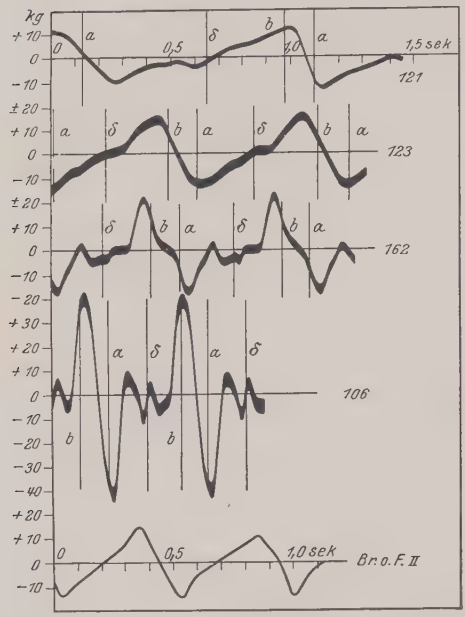


Abb. 90. Sagittale Komponenten der Kräfte auf den Gesamtschwerpunkt. (Nach Bernstein; vgl. Text.)

Trägheitskraftvektoren in den Hauptphasen des Ganges.

Zur Veranschaulichung der gewonnenen Resultate ist in der Abb. 91 eine Tafel aus der Veröffentlichung von Bernstein in Abderhaldens Handbuch reproduziert.

Es sind die drei Hauptphasen: die beiden Maxima des vorderen und hinteren Stoßes und das Minimum der Stützreaktion, gezeichnet (vgl. S. 209). In die Abbildungen sind eingezeichnet die Vektorgrößen der Trägheitskräfte in diesen drei Phasen.

Die Abb. 91 ist nach dem Vorhergesagten wohl ohne weiteres verständlich. Um die wirklichen Beschleunigungen zu bekommen, muß man sich außer den im Schwerpunkt angreifenden und eingezeichneten Reaktionskräften die Schwerkraft selber noch angreifend denken; die Resultante der beiden Kräfte ist dann die wirklich im Schwerpunkt ansetzende Kraft.

Am deutlichsten wird das klar, wenn man sich die Versuchsperson ruhig stehend denkt. Man erhält dann einen Fußdruck, der zwischen den eingezeichneten Maximal- bzw. Minimalwerten liegt, nämlich gleich dem Gewicht des Körpers ist. Dieser Fußdruck würde im Schwerpunkt als gleich große Reaktionskraft in entgegengesetzter Richtung wirken. Zusammen mit der Schwerkraft würde er sich gerade aufheben, und auf den Schwerpunkt würde überhaupt keine Kraft wirken, d. h. der Schwerpunkt bleibt in Ruhe, wie es beim aufrechten Stand, den wir voraussetzten, wirklich der Fall ist.

Über Besonderheiten der vertikalen Komponente der Schwerpunktsbewegung beim Gang.

Die vertikale Bewegung des Gesamtschwerpunkts läßt sich, wie besprochen, aus den Photogrammen der Bewegung errechnen. Das Ergebnis der Berechnungen war in bezug auf die Bewegung in den Abb. 82 bis 86, in bezug auf die Schwerpunktsbeschleunigungen, also auch in bezug auf die auf den Körper wirkenden Trägheitskräfte in den Abb. 87 bis 91 zusammengestellt worden.

Es hat sich dabei eine *merkwürdige Gesetzmäßigkeit* gezeigt. BERNSTEIN fand nämlich, daß die vertikale Schwerpunktsbeschleunigung bei verschiedenen Versuchspersonen durch eine konstante Beziehung mit der Schrittfrequenz verbunden ist.

A sei die Amplitude der vertikalen Schwerpunktsbewegung, also die Hälfte der maximalen Differenz der vertikalen Schwerpunktshöhen beim Gehen. Entsprechend werde mit *D*

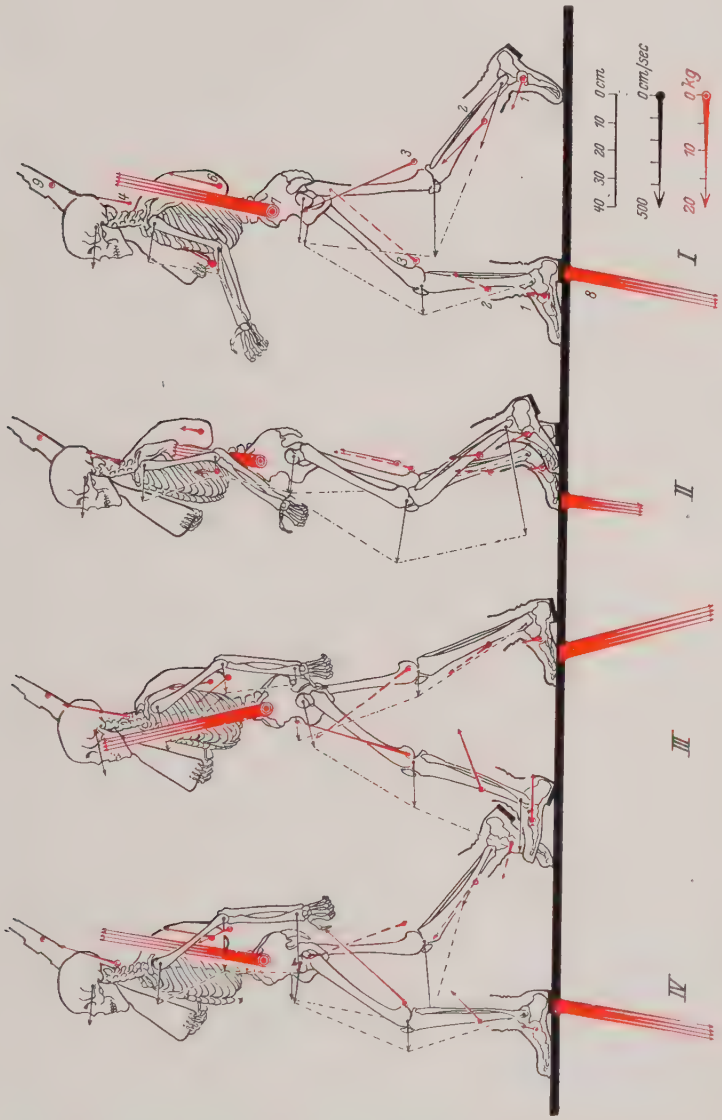


Abb. 91. Geschwindigkeits- und Trägheitsvektoren der Hauptphasen eines Schrittes beim Menschengang. Phase *I* = erstes Maximum der Stützreaktion (vorderer Stoß) des rechten Beines. Phase *II* = Minimum der Stützreaktion (Augenblick der höchsten Lage des Körperschwerpunktes). Phase *III* = zweites Maximum der Stützreaktion (hinterer Stoß) des rechten Beines. Phase *IV* = vorderer Stoß des linken Beines. Die schwarzen Pfeile bezeichnen die momentanen Geschwindigkeiten der Gelenkmittelpunkte sowie die des Kopfschwerpunktes. Die roten Pfeile entsprechen den Trägheitskraftvektoren der Glied- und Systemschwerpunkte, die ihrerseits durch rote Kreise gekennzeichnet sind. Bezeichnungen: 1 = Schwerpunkt des Fußes sowie der entsprechende Kraftvektor; 2 = Schwerpunkt des Systems Unterschenkel + Fuß, Kraftvektor; 3 = Schwerpunkt des ganzen Beines, Kraftvektor; 4 = Schwerpunkt des Systems rechter Arm + Büchse, Kraftvektor; 5 = Schwerpunkt des linken Armes, Kraftvektor; 6 = Schwerpunkt des Rucksackes, Kraftvektor; 7 = Schwerpunkt des ganzen Körpers, Kraftvektor; 8 = Vektor des Fußdrucks gegen den Boden; 9 = Schwerpunkt der Büchse. Die Phasen *I, II, III, IV* entsprechen den Bezeichnungen *a, b, a* der Abb. 89. (Nach BERNSTEIN.)

die dynamische Amplitude, d. h. die Schwankung des vertikalen Fußdruckes bezeichnet. Dividiert man diesen Wert *D* durch das Körpergewicht, so erhält man die relative dynamische vertikale Schwerpunktsamplitude, die mit $\triangle$ bezeichnet werden möge.

Diese relative dynamische Schwerpunktsamplitude hat BERNSTEIN aus seinen eigenen Versuchen und aus den zwei Versuchen von FISCHER berechnet und sie in Beziehung gesetzt zu der Schrittfrequenz *N* der Versuchspersonen bei diesen Gehversuchen. Er fand die experimentelle Gleichung:

$$\triangle = 0{,}095\, N^2.$$

Tabelle.

Negativ Nr.	Frequenz des Ganges, Einzelschritte pro sek	Dauer eines Doppelschrittes	Länge eines Doppelschrittes	Mittlere Ganggeschwindigkeit		Gesamtlänge des Beines	Gewicht (p) der Versuchsperson	Vertikale dynamische Amplitude in kg	Relative dynamische, vertikale Amplitude der Schwerpunktsbewegung	
									beobachtet	nach der Formel berechnet
	N	sec	cm	cm/sec	km/St	cm	kg	D	△	△
121	1,06	1,900	130,9	69	2,5	83,0	64,7	7,2	0,112	0,107
123	1,61	1,240	168,4	136	4,9	83,0	64,7	17,7	0,274	0,246
162	1,83	1,092	140,2	128	4,6	90,9	73,0	22,7	0,312	0,318
B.-F. 2	2,06	0,970	153,6	158	5,7	88,0	58,7	22,5	0,383	0,403
105	2,41	0.828	198,2	240	8,6	87,5	88,0	46,5	0,528	0,551
149/146	2,06	0,969	169,4	175	6,3	94,5	85,0	34,2	0,403	0,402
B.-F. 3	2,02	0,989	143,8	145	5,2	88,0	82,0	35,2	0,439	0,389

Die Tabelle, in der die errechneten und beobachteten Werte zusammengestellt sind, zeigt, wie gut die Gleichung stimmt.

Die relative vertikale *dynamische Schwerpunktsamplitude wächst* also mit dem *Quadrat der Schrittfrequenz.*

Daraus folgt offenbar auch eine mathematische Darstellungsmöglichkeit für die Beziehung zwischen *Gang und Lauf.* Bei Erhöhung der Schrittfrequenz muß nämlich sehr bald der Augenblick kommen, in dem die vertikale dynamische Schwerpunktsamplitude den Wert Eins erreicht. Das bedeutet, daß der gesamte Fußdruck im Minimum Null wird, daß also die Füße den Boden überhaupt nicht mehr berühren. Eine Vorwärtsbewegung, bei der während einer Phase der Fußdruck Null wird, also die Beine den Boden nicht berühren, nennen wir aber einen *Lauf.* So folgt aus dieser experimentellen Gleichung, daß bei einer Erhöhung der Schrittfrequenz notwendigerweise von einer bestimmten Schrittfrequenz an aus dem Gang ein Lauf werden muß.

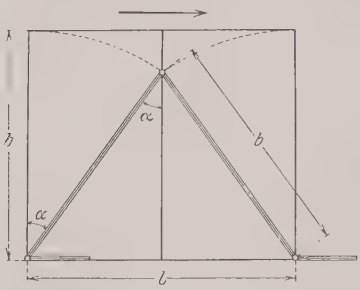


Abb. 92. Schema der einfachst möglichen Gangbewegung (Beine gestreckt). (Nach BERNSTEIN; vgl. Text.)

Für die wichtige experimentelle Gleichung hat BERNSTEIN auch eine theoretische Ableitung gegeben. Der Gang besteht ja bekanntlich aus einem abwechselnden Vorbringen des einen Beines, wobei der Körper auf dem anderen (Stand-) Bein balancierend nach vorne gebracht wird. Wird dabei das Bein in seiner Länge (gestrecktes Knie) nicht verändert, dann beschreibt der Hüftgelenkmittelpunkt einen Kreisbogen, und der Schwerpunkt wird seine Entfernung vom Erdboden entsprechend verändern müssen. Es wird also eine vertikale Komponente der Schwerpunktsbewegung auftreten müssen, deren dynamischen Effekt man unter gewissen vereinfachenden Annahmen leicht berechnen kann.

Die einfachst mögliche Bewegungsform ist in der Abb. 92 schematisch dargestellt.

Es sind die beiden Beine im Augenblick der tiefsten Stellung des Hüftgelenks gezeichnet. Die höchste mögliche Stellung ist gleich der Länge des Beines b. Die vertikale Differenz der beiden Stellungen der Hüftgelenke ist: $d = b(1 - \cos\alpha)$.

Um daraus die vertikale Schwankung der Schwerpunktslage zu errechnen, denken wir uns den Körper in der Ebene der Hüftgelenke in eine obere und eine untere Hälfte geteilt. Die obere Hälfte denken wir uns starr, d. h. wir abstrahieren von den relativen Arm-, Kopf- und Rumpfbewegungen, was natürlich einen Fehler einführt, der aber vernachlässigt werden kann. Diese obere Hälfte des Körpers wird also einer vertikalen Lageschwankung von dem oben berechneten Betrag $d = b(1 - \cos\alpha)$ beim Gang unterworfen sein. Ebenso

groß wird die vertikale Lageschwankung des Schwerpunktes dieses oberen Körperteiles sein. Der Schwerpunkt des unteren, aus den beiden Beinen bestehenden Körperteils wird sich nur 0,6mal so stark verschieben als das Hüftgelenk, da der Schwerpunkt jedes Beines 0,6 Beinlängen vom Fußgelenk entfernt ist. [Die Schwerpunkte von Oberschenkel und Unterschenkel teilt die Entfernung zwischen den Gelenken im Verhältnis 5 : 4 (FISCHER), vgl. S. 186. Daraus folgt für das ganze Bein das Verhältnis 6 : 4.] Also erhält man für die vertikale Verschiebung des unteren Körperteiles $0{,}6 \cdot b(1 - \cos\alpha)$.

Wenn man berücksichtigt, daß durch den Schnitt in den Hüftgelenken der Körper in zwei annähernd gleich große Massen geteilt wird, und daß man die Schwerpunktsverschiebung eines Systems durch Summation der Verschiebung seiner Teile erhält, so kommt schließlich für die vertikale Verschiebung des Gesamtschwerpunktes

$$\frac{b}{2} \cdot (1 - \cos\alpha) + 0{,}6 \cdot \frac{b}{2}(1 - \cos\alpha) = 0{,}8 \cdot b(1 - \cos\alpha).$$

Versteht man unter der Amplitude (A) der Schwerpunktsbewegung die Hälfte der gesamten Schwankung, so ergibt sich schließlich als Amplitude der Schwerpunktsbewegung: $A = 0{,}4 \cdot b(1 - \cos\alpha)$.

Es läßt sich die in Rede stehende Schwerpunktsbewegung als aperiodische Funktion auffassen, deren erste Sinusoide die errechnete Amplitude hat. Wegen der Berechtigung hierzu vgl. man die Arbeit von BERNSTEIN über aperiodische trigonometrische Reihen[1].

Man hat dann, wenn N die Schrittfrequenz pro Zeiteinheit ist, für diese Sinusoide den Ausdruck:

$$0{,}4 \cdot b(1 - \cos\alpha) \cdot \sin 2\pi N(t + \vartheta).$$

Durch zweimalige Differentiation bekommt man daraus die Beschleunigungskomponente:

$$-0{,}4 \cdot b(1 - \cos\alpha)(2\pi N)^2 \cdot \sin 2\pi N(t + \vartheta).$$

Indem man die Amplitude dieser Sinusoide mit der Masse des Körpers p/g multipliziert, erhält man die Amplitude der ersten Sinusoide der vertikalen Kraftkomponente auf den Schwerpunkt, also des vertikalen Fußdruckes, die Größe, deren Gesamtbetrag wir früher mit D bezeichnet hatten.

$$D = 0{,}4 \cdot b(1 - \cos\alpha)(2\pi N)^2 \frac{p}{g}.$$

Durch Division durch das Körpergewicht erhalten wir die relative vertikale Kraftkomponente auf den Schwerpunkt:

$$\triangle = 0{,}4 \cdot b(1 - \cos\alpha) \cdot 4 \cdot \pi^2 \cdot N^2.$$

Bezeichnen wir den Ausdruck $0{,}4 \cdot b\,(1 - \cos\alpha) \cdot 4\,\pi^2$ mit Q, so kommt:

$$\triangle = Q \cdot N^2.$$

Wir erhalten also in der Tat eine Gleichung, die der experimentell gefundenen Gleichung $\triangle = 0{,}095\,N^2$ der Form nach entspricht.

Wenn wir die experimentell feststellbaren Größen b und α in diese Gleichung einsetzen, müßten wir eine Bestätigung der experimentellen Gleichung finden, d. h. wir müssten für Q den Wert 0,095 erhalten.

Die nebenstehende Tabelle gibt das wirkliche Resultat:

Tabelle.

Nr. des Negativs	α	Q
121	23,2°	0,108
123	30,6°	0,184
162	22,6°	0,112
B.-F. 2	25,8°	0,142
106	34,5°	0,248

Die errechneten Q-Werte sind also viel größer als das wirklich gefundene Q, das ja den Wert 0,095 hat.

Daraus muß man den Schluß ziehen, daß die Annahme, die wir bei der Ableitung der Gleichung gemacht haben, nicht zutreffend war. Man kann leicht zeigen, daß die fehlerhafte Annahme in der Voraussetzung der gestreckten Knie liegt.

[1] Vgl. N. BERNSTEIN: Zur Methode der Analyse aperiodischer trigonometrischer Reihen. Z. angew. Mathem. 7, 476—485 (1927). — Die Methode, die aus den Bedürfnissen des Physiologen entsprungen ist, ist auf die Fälle zugeschnitten, in denen, wie oft in der Physiologie nicht so sehr auf Erklärung der Wiederholung bestimmter komplizierter Schwingungsvorgänge, sondern gerade auf die Analyse relativ kurzer Vorgänge Wert gelegt ist.

Beim Gehen wird die Schwerpunktsamplitude durch Beugung im Knie im Höchststand des Hüftgelenks und durch Streckung im Fußgelenk bei Tiefstand des Hüftgelenkes vermindert, also eine stetigere Bewegung des Schwerpunktes herbeigeführt.

Nimmt man andererseits die vorausgesetzte unnatürliche Gangart mit durchgedrückten Knien an, so kann man experimentell feststellen, daß dann wegen des größeren Q-Wertes bei Vermehrung der Schriftfrequenz sehr viel früher als bei der natürlichen Gangart die Gangbewegung zwangsläufig in eine Laufbewegung übergeht.

Bewegung der Beine.

Im Vorhergehenden war gefolgert worden, daß die Annahme der konstanten Entfernung zwischen Hüftgelenk und Drehpunkt des Standbeines nicht zutreffend ist. Es muß vielmehr während des Standes des Standbeines eine Veränderung dieser Entfernung auftreten, die durch *Gelenkbewegungen* im *Knie- und Fußgelenk* bewirkt wird.

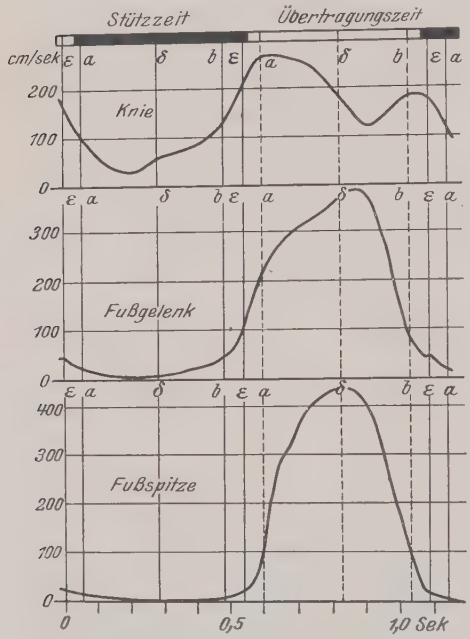


Abb. 93. Geschwindigkeitskurven des Knies, des Fußgelenks und der Fußspitze während eines Doppelschrittes. Normaler typischer Gang; Abszissen: Zeit in $^1/_{10}$ Sek. Ordinaten: Geschwindigkeit in cm/sec. Schwarzer Streifen oben: Stützperiode. Heller Streifen: Übertragungsperiode. (Nach BERNSTEIN.)

Die Größe dieser Gelenkbewegung wird man am besten übersehen können, wenn man die Geschwindigkeitskurven für das Knie, das Fußgelenk und die Fußspitze übereinander zeichnet.

Die Abb. 93 gibt eine solche Zusammenstellung, und zwar nicht nur für die Standphase allein, sondern gleich für einen Doppelschritt. Der obere schwarze Balken bedeutet: Berührungszeit des Beines, der weiße Zwischenraum: Übertragungszeit des in Rede stehenden Beines.

Aus der Verschiedenheit der Geschwindigkeitskurven der einzelnen Beinabschnitte während der Standphase läßt sich ohne weiteres die besprochene Längenänderung der Entfernung Hüftgelenk—Drehpunkt des Standbeines ableiten. Es soll nicht weiter darauf eingegangen werden.

Erwähnt sein möge nur die Tatsache, daß nach den Untersuchungen von BERNSTEIN die auffallende Zweigipfligkeit der oberen Kurve (Geschwindigkeitskurve des Kniegelenks), die während der Übertragungszeit, also während des Vorschwingens des Beines, auftritt, eine Erscheinung ist, die bei allen normalen Gangbewegungen zu beobachten ist. Sie verschwindet in *pathologischen Fällen* so daß die Kniegeschwindigkeitskurve ein feines Reagens für Abweichungen vom normalen Gangtypus ist.

Die Abb. 94 gibt eine solche Kniegeschwindigkeitskurve bei Kniebänderdehnung (antalgischer Gang).

Hier anschließend wäre wohl Gelegenheit gegeben, auf andere pathologische Abweichungen vom normalen Gang, besonders auf die praktisch so wichtige Frage des Ganges mit *Kunstbeinen* einzugehen. Eine Behandlung dieser beson-

deren Gangformen würde uns aber zu weitab führen. Es sei auf das Sammelwerk: Ersatzglieder und Arbeitshilfen. Springer 1919, und die orthopädischen Lehrbücher hingewiesen.

Kräfte bei der Bewegung der Beine.

Während die Registrierung der Bewegung des Gesamtschwerpunktes, die Errechnung der Geschwindigkeit und Beschleunigung dieses Punktes verhältnismäßig einfach ist, wenn die Gangbewegungen exakt registriert wurden, ist die Errechnung der auf die einzelnen Glieder wirkenden Kräfte äußerst kompliziert. Das hängt damit zusammen, daß neben den Trägheitswirkungen auf die Teilschwerpunkte auch noch die Drehungen um die Schwerpunkte berücksichtigt werden müssen. Eine genaue Analyse der Bewegungen, Geschwindigkeiten und Beschleunigungen aller Teile des Körpers beim Gang ist bis jetzt nicht gemacht. Nur für die für den Gang wichtigsten Glieder, nämlich die Beine, hat FISCHER[1] eine solche Berechnung durchgeführt. Er hatte sich zur Aufgabe gestellt, die von den Gebrüder WEBER aufgestellte Theorie über die *Schwingungen des Hangbeines* zu prüfen.

Die Gebrüder WEBER waren von der sehr ansprechenden theoretischen Auffassung ausgegangen, daß das Schwungbein als *physikalisches Pendel* aufzufassen sei. Zu dieser Auffassung wurden sie durch zahlreiche Messungen der Schrittdauer und Schrittlänge geführt und besonders durch die Beobachtung, daß die Schwingungsdauer eines Leichenbeines ungefähr der Schwingungsdauer des Beines beim Gehen entspricht, ungefähre gleiche Beinlänge vorausgesetzt.

Die Auffassung der Gebrüder WEBER, die die Bewegung des Hangbeines mit dem Prinzip des Minimums der Anstrengung in Einklang bringen würde, ist an sich sehr empfehlenswert. Es hat sich aber nach den Untersuchungen von FISCHER gezeigt, daß die Auffassung der Gebrüder WEBER nicht haltbar ist.

In der Abb. 95 ist das Resultat der FISCHERschen Berechnungen graphisch dar-

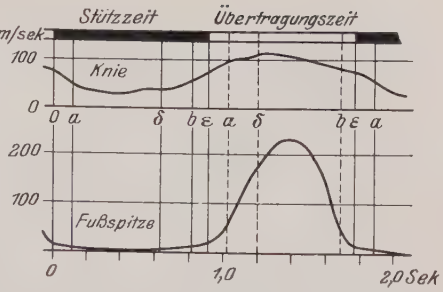


Abb. 94. Geschwindigkeitskurven des Knies (oben) und der Fußspitze (unten). Kniebänderdehnung (antalgischer Gang). Bezeichnung wie in Abb. 93. (Nach BERNSTEIN.)

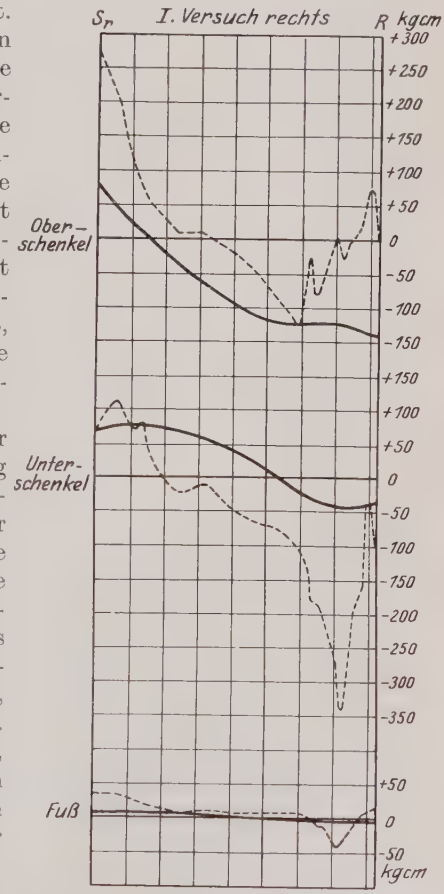


Abb. 95. Diagramme für die auf den Oberschenkel, Unterschenkel und Fuß einwirkenden Drehmomente der Schwere (—) und der Muskeln (— — —) während der Schwingung des Beines bei dem (I) Gangversuch der BRAUNE- und FISCHERschen Versuchsperson. (Nach O. FISCHER.)

[1] FISCHER, O: Gang V und VI. Vgl. dazu auch die Kritik an dem FISCHERschen Verfahren durch v. RECKLINGHAUSEN. Zitiert auf S. 163, besonders S. 264ff.

gestellt. Die ausgezogenen Linien bedeuten dabei die Diagramme für die Drehmomente der Schwere und die punktierten Linien die Diagramme der Drehmomente der Beinmuskeln während der Schwingung des Beines. Die Drehmomente der Muskeln sind dabei fast in allen Phasen zum Teil beträchtlich größer, als die Drehmomente der Schwere. Es folgt daraus, daß während des Schwingens des Schwungbeines nicht die Schwere allein wirksam ist, sondern daß auch die Muskeln aktiv eingreifen.

Wenn man berücksichtigt, daß zur Errechnung dieses Resultats fast eine Lebensarbeit eingesetzt wurde, daß andererseits hier nur das allgemeine Resultat aufgefunden wurde, daß in dem speziellen Fischerschen Fall bei der Schwingung des Schwungbeines Muskelkräfte in der Größenordnung der wirksamen Schwerkräfte tätig waren, so kann man ermessen, wie schwierig eine Analyse der Gangbewegung und überhaupt der Bewegung des menschlichen Körpers ist.

Um zu zeigen, daß die Berechnungen doch einfacher durchzuführen sind, als Fischer angenommen hat, soll eine Abbildung eingefügt werden, die mir Herr Bernstein während der Korrektur dieses Artikels liebenswürdigerweise zur Verfügung gestellt hat (Abb. 96). Die Abbildung entstammt einem noch nicht veröffentlichten Atlas des menschlichen Ganges und Laufes, den Herr Bernstein aus der Fülle seines Materials zusammengestellt hat. Die Abbildung gibt das Resultat der Berechnung der Drehmomente der Beinmuskeln beim Gang.

Über die Arbeitsleistung und den Wirkungsgrad der Muskeln beim Gang.

Aus den Muskelkräften und den bewegten Massen bzw. den gemessenen Beschleunigungen muß sich die Arbeitsleistung und, wenn die Gesamtenergie gemessen werden kann, der Wirkungsgrad beim Gehen berechnen lassen. Neben der theoretischen Bedeutung hat eine solche Berechnung eine große praktische Wichtigkeit, da die Frage der *Ausnutzung der menschlichen Arbeitskraft* bei Bewegung sehr eng damit zusammenhängt.

Gesamtenergieumsatz beim Gehen.

Verhältnismäßig am einfachsten ist die Bestimmung der Gesamtenergie, die beim Gehen umgesetzt wird. Die Gesamtenergie läßt sich nämlich indirekt aus der Sauerstoffatmung berechnen. Ein Liter Sauerstoff entspricht annähernd 5 großen Calorien Gesamtenergieumsatz[1]. Unter gewissen vereinfachenden Annahmen (vgl. später) läßt sich auch angeben, wieviel von diesem Gesamtenergieumsatz auf die *Geharbeit allein* anzurechnen ist.

Der Gedankengang, der bei solchen Berechnungen, die in sehr großer Zahl schon vorliegen, den Untersuchungen zugrunde liegt, ist der folgende: Es wird der Sauerstoffverbrauch in der Muskelruhe und dann die Zunahme des Sauerstoffbedarfs beim Gehen derselben Versuchsperson bestimmt. Diese *Zunahme* wird als durch das Gehen verursacht angenommen und als *Energieverbrauch für den Gang* definiert. Rechnet man dann auf die Einheit (1 kg) des Gewichtes (kg) der Versuchsperson und die Einheit (1 m) des zurückgelegten Weges (m), so bekommt man den Sauerstoffverbrauch pro Horizontal-Kilogrammeter.

Man findet[2] für den so definierten *Energieumsatz für das Gehen:* 0.308 gcal (= 0.132 mkg) bis 1,169 gcal (= 0,5 mkg) pro Horizontal-Kilogrammeter (d. h. also pro 1 kg Körpergewicht 1 m Weg). Bei mittleren Ganggeschwindigkeiten von etwa 80—90 m in der Minute liegen die Werte zwischen 0,3 und 0,7 gcal

[1] Vgl. z. B. Landois-Rosemann: Lehrbuch der Physiologie, 19. Aufl., S. 287 (1928) und E. Simonson: Der heutige Stand der Physiologie des Gesamtstoffwechsels. Erg. Hyg. Berlin: Julius Springer 1928.

[2] Vgl. z. B. Benedict u. Murschhauser: Energy transformations during horizontal walking. Carnegie Inst. of Washington, Publ. 231. Washington 1915.

(0,128 mkg und 0,3 mkg) mit dem Mittelwert 0,55 gcal (= 0,235 mkg). Es treten also Schwankungen auf um etwa 400%, die in Abhängigkeit von der Ganggeschwindigkeit aber auch von anderen Größen stehen.

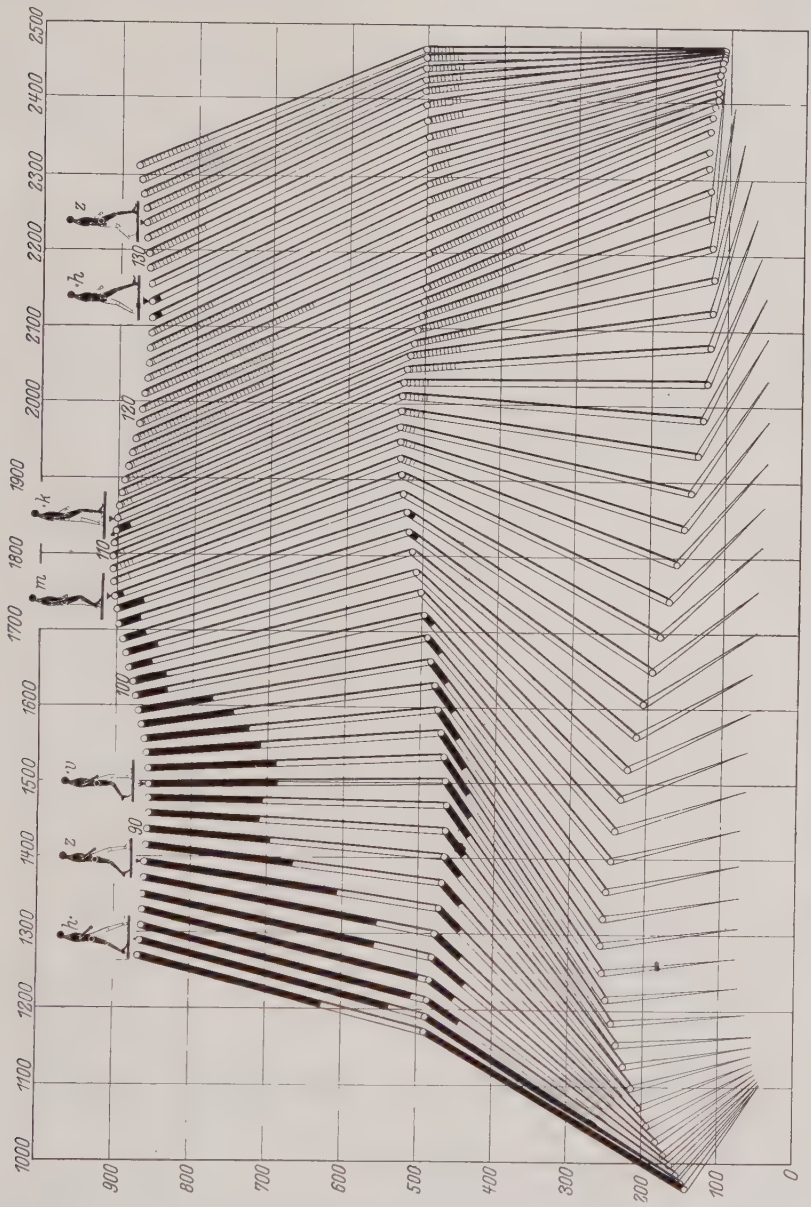


Abb. 96. Drehmomente der Beinmuskeln beim Gang. (Nach Bernstein.)

Berechnung der Arbeitsleistung beim Gang aus Stoffwechselversuchen.

Schwieriger ist die Bestimmung der *geleisteten äußeren* Arbeit der Muskeln beim Gehen. Und noch schwieriger ist die Beantwortung der Frage, was man unter äußerer Arbeit beim Gehen zu verstehen hat. Physikalisch genommen leisten die Muskeln zwar in einzelnen Gangphasen Teilarbeiten, die *gesamte äußere Arbeit* beim Gang ist aber *gleich Null*. Denn der Körper befindet sich,

abgesehen von der Überwindung von Reibungskräften, nach dem Gang in bezug auf die potentielle und kinetische mechanische Energie seiner Teile im selben Zustand wie vor dem Gang. Den von den Muskeln geleisteten positiven Teilarbeiten entsprechen in entgegengesetzten Gangphasen negative Teilarbeiten, die sie kompensieren, so daß die äußere Arbeit und so auch der Wirkungsgrad Null werden.

Um beim Gang überhaupt von einer äußeren Arbeitsleistung der Muskeln sprechen zu können, muß man in Rücksicht ziehen, daß die einmal von dem Muskel gelieferte *äußere Arbeit* für den Muskel selbst *irreversibel* ist. Die einmal von dem Muskel gelieferte äußere Arbeit kann nicht direkt von dem Muskel bei der Umkehr des Vorganges wieder zurückgewonnen werden. D. h. es gibt keine negative Muskelarbeit.

Beim Gang müssen deshalb alle von den Muskeln bei den verschiedenen Phasen geleisteten äußeren Teilarbeiten zusammengezählt werden und alle bei der Gangbewegung auftretenden negativen Arbeiten unberücksichtigt bleiben. Es kommt dann eine große Muskelarbeit heraus, der physikalisch kein äußeres Arbeitsäquivalent entspricht. Dazu kommt die (physiologische) *Haltearbeit.*

Um sich ein Bild von der Größenordnung dieser Muskelarbeit zu machen, hat Katzenstein[1] folgende Überlegungen angestellt: Bei der Steigarbeit ist für 1 kgm (vertikal) 1,43 ccm Sauerstoff pro 1 kg Körpergewicht erforderlich (Zunahme des Sauerstoffverbrauchs gegenüber der Ruhe). Daraus errechnet sich, daß einem Liter Sauerstoff 700 kgm Steigarbeit entsprechen, das sind umgerechnet 1,64 Cal. (1 Cal. = 427 kgm). Da 1 Liter Sauerstoff dem Verbrennungswert der Nahrungsstoffe entsprechend, wie bereits erwähnt, zu etwa 5 Cal. angesetzt werden kann, bei der Steigarbeit auf den Liter verbrauchten Sauerstoff aber nur 1,64 Cal. äußere Steigarbeit erzielt werden, ist der Wirkungsgrad 1,64 : 5 = 33%.

Katzenstein nimmt an, daß ebenso wie bei der Steigarbeit so auch beim Gehen der Wirkungsgrad 33% sei. Er findet bei einer seiner Versuchspersonen für den Horizontalmeter Gehen 6,08 ccm O_2-Zunahme gegen den Ruhewert (= 30 gcal = 13 mkg); davon 33% gäbe 2 ccm = 10 gcal oder, nach Katzenstein, 4,2 mkg. Für die Minute horizontalen Ganges 316 kgm.

Rechnet man auf das Kilogramm Körpergewicht um (die Versuchsperson wog 55,3 kg), so erhält man als Sauerstoffverbrauch 0,55 gcal für den horizontalen Kilogrammeter. Davon 33% gäbe 0,182 gcal = 0,077 mkg.

Würde man statt des Wertes 0,55 gcal für den Gesamtsauerstoffverbrauch, der gerade dem Mittelwert der auf S. 217 mitgeteilten Zahlen entspricht, die dort angegebenen Extremzahlen einsetzen, so bekäme man als niedrigsten Wert die Hälfte der errechneten Werte und als höchste Werte das Doppelte derselben.

Als äußere Arbeit beim Gehen hätte man nach Katzenstein 33% des durch das Gehen verursachten Mehrverbrauchs an Energie einzusetzen. Nimmt man die auf Seite 216 angeführten Extremzahlen für den Mehrverbrauch beim Gehen so erhielte man für die äußere Arbeit beim Gehen als niedrigsten Wert etwa 0,09 gcal = 0,039 mkg und als höchsten Wert etwa 0,36 gcal = 0,15 mkg pro horizontalen Kilogrammeter (1 kg Körpergewicht 1 m horizontalen Weg).

Den Mittelwerten ähnliche Zahlen (0,074 mkg äußere Gangarbeit für den Horizontal-Kilogrammeter, 33,3% Wirkungsgrad) errechnen Atzler und Herbst[2] nach einem etwas anderen, aber gleichfalls indirekten Verfahren.

Eine einwandfreie Berechnung der äußeren Arbeit hätte auszugehen von der Bestimmung der Teilarbeiten der einzelnen Muskeln bei den aufeinanderfolgenden Bewegungsphasen und Summation über den ganzen Ablauf der Bewegungen. Eine Bestimmung des Wirkungsgrades hätte weiter zur Voraussetzung, daß man an derselben Versuchsperson die äußere Arbeit und den Gesamtenergieumsatz bestimmt hätte. Eine solche gleichzeitige Bestimmung ist bis jetzt niemals ausgeführt worden. Es erscheint auch fraglich, ob man sie so bald wird ausführen können, d. h. ob sie zum Erfolg führen wird, denn die Bestimmung der äußeren

[1] Katzenstein, G.: Pflügers Arch. **49**, 374 (1891).
[2] Atzler, E. und R. Herbst: Pflügers Arch. **215**, 326 (1927).

Arbeit beim Gehen in dem angeführten Sinne ist bis jetzt überhaupt nicht mit einer einigermaßen beachtenswerten Genauigkeit möglich, wie die folgenden Ausführungen zeigen werden.

Berechnung der Arbeitsleistung beim Gang aus mechanischen Daten.

Nach Berechnungen, die MAREY und DEMENY[1], von mechanischen Überlegungen ausgehend, ausführten, ist die Arbeitsleistung (40 Schritt in der Minute) auf horizontaler Bahn für die Versuchsperson von 64 kg: 9,0 mkg für jeden Schritt. Auf 1 kg Körpergewicht berechnet: 0,14 mkg pro Schritt.

Die Arbeit setzt sich nach MAREY und DEMENY zusammen aus:

Arbeit für die Beschleunigung und Verzögerung der horizontalen Translation des Körpers	2,5 kgm
„ „ „ vertikale Oszillation des Körpers	6,2 „
„ „ „ Translation der unteren Extremität	0,3 „

Der größte Faktor, nämlich der für die vertikale Oszillation des Körpers, ist aus mehreren Gründen sicher nicht richtig berechnet.

Erstens setzten MAREY und DEMENY bei der Berechnung dieser Größe statt der Bewegung des Schwerpunktes einfach die Bewegung des Kopfes. Für bestimmte Ganggeschwindigkeiten ist der Fehler, den man dabei macht, sicher nicht sehr groß, aber es ist doch jedesmal erst zu zeigen, ob man eine solche vereinfachte Annahme machen kann (vgl. S. 181 u. 205).

In der Tat hat DEMENY[2] selbst den Wert insofern korrigiert, als er für die vertikale Oszillation des Schwerpunktes statt 4 cm nur die Hälfte, also 2 cm, d. h. die Hälfte der Kopfbewegung angenommen hat. Eine solche Reduktion auf die Hälfte scheint etwas zu stark, wenigstens ist bei den Aufnahmen von BRAUNE und FISCHER, die die genauesten zur Verfügung stehenden Messungen darstellen, die Reduktion höchstens vier Fünftel[3].

Eine wichtigere Fehlerquelle ist aber zweitens die Berechnung der Arbeit der vertikalen Oszillation des Schwerpunktes selbst. MAREY und DEMENY rechnen nämlich für die Hebung und Senkung des Schwerpunktes einfach das Doppelte der Arbeit für die Hebung allein. Also sie geben der negativen Arbeit bei der Senkung des Schwerpunktes einfach das positive Zeichen. Sie führen zur Begründung ihres Verfahrens an, daß Bergabsteigen fast ebenso ermüdet wie Bergansteigen.

Auf das Fehlerhafte dieser Anschauung hat KATZENSTEIN[4] hingewiesen und gezeigt, daß beim Bergabsteigen pro Meter Weg 0,483 ccm Sauerstoff pro Kilogramm gegenüber dem Meter horizontalen Weges gespart wird. Eine Schlußfolgerung daraus bezüglich der negativen Arbeit der Schwerpunktssenkung hat aber KATZENSTEIN nicht gezogen.

Eine präzise Angabe, wie die Senkung des Schwerpunktes in bezug auf die Arbeitsleistung zu bewerten sei, findet sich bei AMAR[5]. AMAR bezieht sich auf Versuche von CHAUVEAU, die denen von KATZENSTEIN (vgl. oben) analog sind, nach denen der Sauerstoffverbrauch für die Hebung des Körpergewichts zum Sauerstoffverbrauch bei der Senkung und dem gleichen Betrag sich verhält wie 100 : 52. Daraus folgert er, daß auch die äußere Arbeit der Muskeln bei der Hebung und Senkung sich wie 100 : 52 verhält und setzt demnach die äußere Arbeit, die bei der Oszillation des Schwerpunktes bei jedem Schritt geleistet wird, zu 152% der Arbeit bei der Hebung des Schwerpunktes.

Es ist ohne weiteres einzusehen, daß hier in bezug auf eine Teilarbeit derselbe Schluß gezogen wird, den wir bezüglich der Gesamtarbeit beim Gehen auf Seite 218 besprochen haben, indem aus dem Sauerstoffverbrauch auf die äußere Arbeit geschlossen wird, während es ja gerade die Aufgabe ist, die äußere Arbeit zu ermitteln.

---

[1] MAREY u. DEMENY: C. r. Acad. Sci. Paris **101**, 905—915 (1885).
[2] DEMENY: C. r. Acad. Sci. Paris **105**, 679.
[3] Vgl. BRAUNE u. FISCHER: Gang II, Tafel III.
[4] KATZENSTEIN: Zitiert auf S. 218.
[5] AMAR, J.: Le moteur humain, S. 514 u. 278 (1923).

Trotz dieser Schwierigkeit in der Definition der äußeren Arbeit möge das Schlußresultat von AMAR angeführt werden: AMAR[1] findet rechnerisch für eine Versuchsperson von 65 kg Körpergewicht bei 0,04 m vertikaler Schwerpunktsbewegung für die Arbeit der vertikalen Schwerpunktsbewegung

$$T_1 = 65 \cdot 0{,}04 \cdot \frac{152}{100} = 4 \text{ kgm}.$$

Die Arbeit für die Oszillation der unteren Extremität

$$T_2 = \tfrac{1}{2} J w^2$$

(J = Trägheitsmoment, w = Winkelbeschleunigung)

errechnet Amar zu 0,28 kgm. Und die Arbeit für die Variationen der horizontalen Schwerpunktsbeschleunigungen: 1,8 kgm.

Zusammen 6 mkg für den Schritt.

Auf die Einheit des Körpergewichts berechnet: 0,09 mkg für den Schritt.

Berechnung des Wirkungsgrades beim Gehen.

Von einem *Wirkungsgrad im physikalischen Sinne* beim Gehen zu sprechen, hat keine Berechtigung. Wenn man von äußerer Arbeit und Wirkungsgrad beim Gang redet, so kann es, wie wir auf Seite 218 ausgeführt haben, nur in ganz spezieller, übertragener Bedeutung gemeint sein. Unter diesem Vorbehalt ergibt sich über die Arbeit und den Wirkungsgrad beim Gehen folgendes:

Als *Energieaufwand* ist aus dem Sauerstoffverbrauch für den Horizontal-Kilogrammeter gefunden worden: 0,132 bis 0,5 mkg. Als *äußere Arbeit* aus physikalischen Größen berechnet wurden: von AMAR 0,09 mkg für den Schritt und pro Kilo Körpergewicht, von MAREY und DEMENY 0,14 mkg, für den horizontalen Kilogrammeter nach indirektem Verfahren von KATZENSTEIN 0,039 bis 0,15 mkg, von ATZLER und HERBST 0,074 mkg. Der sogenannte Wirkungsgrad (vgl. oben) läßt sich bisher nur nach dem indirekten Verfahren ermitteln. Er ergibt sich zu etwa 33%.

Über den Lauf[2].

Wir haben die Gangbewegungen verhältnismäßig eingehend besprochen. Zur Entschuldigung wurde schon angeführt, daß der Gang praktisch von sehr viel größerer Bedeutung ist als die anderen aktiven Bewegungsarten des Menschen. Unter diesen anderen Bewegungsarten ist der Lauf die wichtigste (vgl. S. 200).

Als Beispiel für die Registrierung der Laufbewegung bringen wir eine Aufnahme von MUYBRIDGE[3] (Abb. 97). (Bezüglich des Aufnahmeverfahrens vgl. S. 176).

In der Abb. 98 sind die *Geschwindigkeiten* der einzelnen Körperpunkte für die Flugphase beim Lauf nach BERNSTEIN dargestellt, die Abb. 99 gibt die *Kräfte* in derselben Phase. (Das Wesentliche über die Aufnahme und Berechnung der in den Abb. 98 und 99 angegebenen Bewegungen, Geschwindigkeiten und Kräfte ist auf S. 176 und 201 ff. gesagt.)

Der Lauf unterscheidet sich definitionsgemäß vom Gang dadurch, daß bei ihm eine Phase beobachtet wird, in der beide Füße vom Boden abgehoben sind. Beim Gang dagegen ist immer ein Fuß auf dem Boden.

Diese Definition läßt sich am einfachsten mathematisch so formulieren, daß die dynamische vertikale relative Schwerpunktsamplitude (vgl. S. 210) den Wert größer als Eins annimmt. Der gesamte vertikale Fußdruck wird in

[1] AMAR, J.: Le moteur humain, S. 514.
[2] Literatur vgl. am Anfang des Artikels S. 162.
[3] MUYBRIDGE: Animal locomotion. Philadelphia 1887.

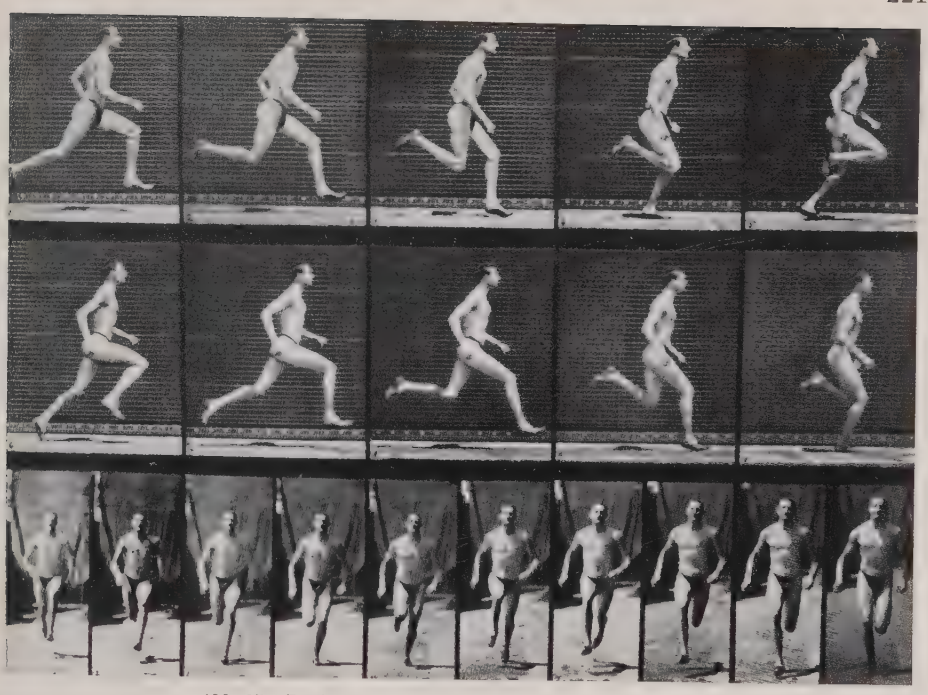


Abb. 97. Laufaufnahmen (vgl. Text). (Nach MUYBRIDGE).

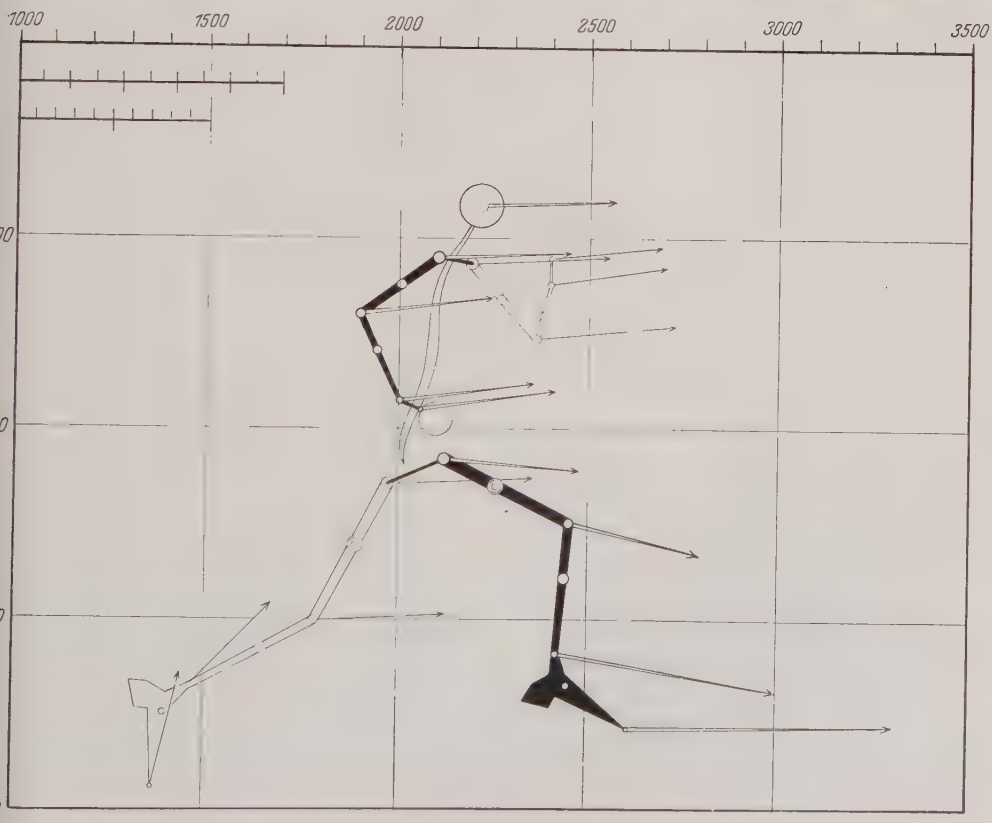


Abb. 98. Geschwindigkeiten in der Flugphase beim Lauf (vgl. Text). (Nach BERNSTEIN.)

einem bestimmten Moment, eben dem Moment des Abhebens beider Füße vom Boden Null. In der mathematischen Ableitung (S. 212) war ja gezeigt worden, wie bei Erhöhung der Geschwindigkeit notwendigerweise aus einer Gangbewegung eine Laufbewegung werden muß.

Eine graphische Darstellung der vertikalen dynamischen Schwerpunktsamplitude (= Vertikalkomponente der Stützreaktion) und der horizontalen Komponente beim Lauf gibt die Abb. 100. Ein Schema des Verhaltens der vertikalen Schwerpunktsamplitude beim Gang und Lauf nach Bernstein stellt die Abb. 101 dar. Die obere Kurve in der Abbildung ist die Amplitude

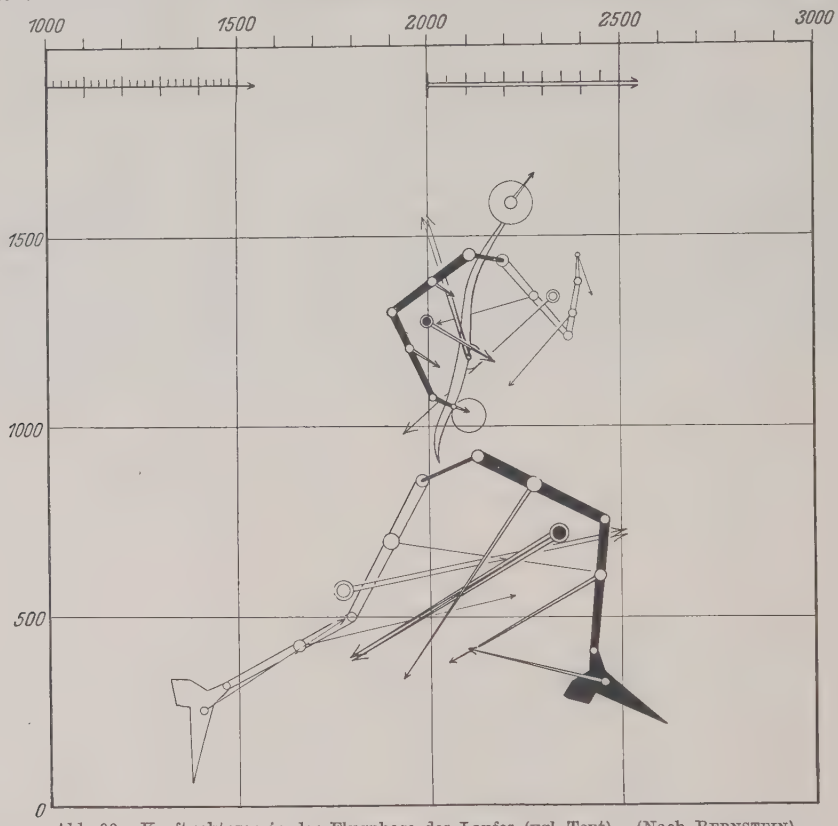


Abb. 99. Kraftvektoren in der Flugphase des Laufes (vgl. Text). (Nach Bernstein).

für den Gang, die untere die für den Lauf, dazwischen ist eine Kurve für eine Zwischenform der Bewegung aufgezeichnet.

Aus der Abb. 101 ist zu ersehen, daß die Maxima gegeneinander verschoben sind. Das Maximum beim Lauf fällt in die Zeit des Minimums beim Gang. Es ist dies eine Beobachtung, die bereits Marey gemacht hat.

In der Abb. 102 ist die Schwerpunktsbewegung, die dadurch zustande kommt, für den Gang und Lauf zusammengestellt.

Das obere Bild zeigt, daß der Schwerpunkt beim Gang am tiefsten liegt, wenn die Beine gespreizt sind, während beim Lauf in diesem Moment gerade der Schwerpunkt die höchste Lage einnimmt.

Es liegt also beim Lauf eine ganz andere Bewegungsform als beim Gang vor. Aus den Bezeichnungen der Abb. 101 ist zu ersehen, wie Bernstein sich die Entstehung des Laufes aus dem Gang denkt:

Beim Gang liegt der vordere Stoß des einen Beines (a in Abb. 101 oben) zeitlich weit getrennt vom hinteren Stoß (b in Abb. 101 oben) desselben Beines, dazwischen liegt das Minimum (δ) der Stützreaktion. Beim Lauf sind beide Stöße (a) und (b) sehr nahe aneinandergerückt und geben ein einziges Maximum ($a\delta b$), wie es in der Abb. 101 unten angedeutet ist.

In der Abb. 103 sind die Laufstellungen in den einzelnen Phasen a, b usw. gezeichnet in derselben Weise, wie es in Abb. 80 für die Gangbewegung geschehen ist. Der Unterschied für die Bewegungsarten ist daraus wohl ohne weiteres zu erkennen.

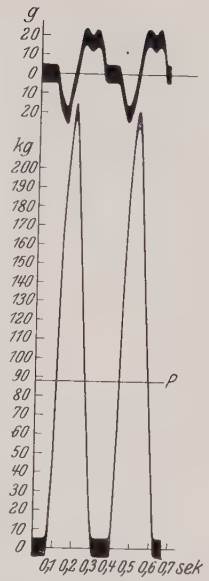


Abb. 100. Sagittal- (oben) und Vertikalkomponente (unten) der Stützreaktion beim Lauf. Die Kurvendicke entspricht dem Genauigkeitsmaß. Abszissen: $^1/_{10}$ Sek. Ordinaten: Kräfte in kg. Ordinatenhöhe: P = Gewicht der Versuchsperson. Ordinatenrichtungen wie in Abb. 80 und 90. (Nach BERNSTEIN.)

Arbeitsleistung beim Lauf im Vergleich zur Arbeitsleistung beim Gehen.

Es ist zweifellos von Interesse festzustellen, welche physikalisch faßbaren einzelnen Teilarbeiten beim Laufen geleistet werden (vgl. bezügl. der Theorie der Arbeitsleistung das, was beim Gang darüber gesagt wurde).

Nach der Berechnung von MAREY und DEMENY[1] setzt sich die Arbeitsleistung bei jedem Schritt auf horizontaler Bahn für die Versuchsperson von 64 kg zusammen aus den Arbeitsleistungen:

für die Oszillation der Beine	3,4 kgm	(0,3)
vertikale Oszillation des Körpers	2,3 „	(6,2)
Beschleunigung und Verzögerung bei der horizontalen Translation des Körpers . .	18,4 „	(2,5)
zusammen:	24,1 kgm	(9,0)

In Klammern sind die Werte für den Gang hinzugefügt (vgl. S. 219).

Über die Berechtigung und die mutmaßlichen Fehlerquellen der Berechnung soll hier nicht weiter diskutiert werden, sondern auf die Ausführungen beim Gang (vgl. S. 216) hingewiesen sein. Beim Lauf wird es noch wichtiger sein, genau zu definieren, was unter äußerer Arbeit zu verstehen ist als beim Gang.

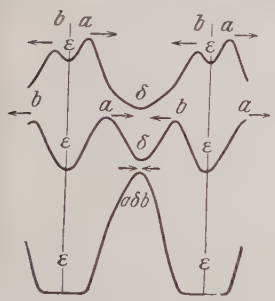


Abb. 101. Schema zur Erklärung des Übergangs der Hauptphasen der Vertikalkomponente der Stützreaktion beim Gang (oben) in diejenigen beim Lauf (unten). Die Phase entspricht beim Gang dem Minimum, beim Lauf dagegen dem Maximum der Stützreaktion. In der Mitte: die vorausgesetzte Übergangsform (Halblauf). (Nach BERNSTEIN.)

Weltrekorde im sportlichen Wettgehen und Wettlaufen.

Hier gibt die Vergleichung der Weltrekorde beim Gehen und Laufen die Möglichkeit, über die dabei geleisteten Arbeitswerte einiges auszusagen.

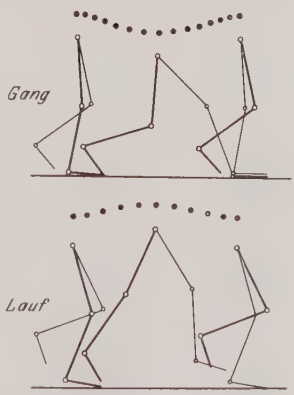


Abb. 102. Schema der hauptsächlichsten Unterschiede in der Kinematik des Ganges (oben) und des Laufes (unten). (Nach BERNSTEIN.)

In der Tabelle Seite 224 sind die Weltrekorde im Laufen nach den neuesten Meldungen zusammengestellt. Neben den Entfernungen und den Zeiten sind auch

[1] MAREY u. DEMENY: Zitiert auf S. 219.

die mittleren Geschwindigkeiten ausgerechnet und in Spalte 6 aufgeführt. Es ist hier offenbar eine *gesetzmäßige Abnahme der mittleren Geschwindigkeiten* mit der Zunahme der Laufstrecke zu beobachten. Eine ganz ähnliche Gesetzmäßigkeit findet man, wenn man die mittleren Geschwindigkeiten bei den Weltrekorden für *Rudern und Schwimmen* berechnet.

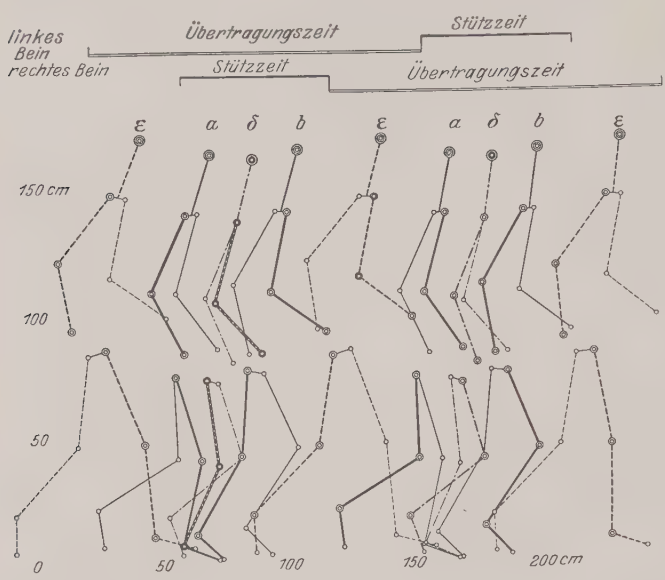


Abb. 103. Hauptphasen der Laufbewegung. Dicke Linie: rechte Seite; dünne Linie: linke Seite. *a*, *δ*, *b* Stützstoß des Beines; bei *δ* Maximum des Stützstoßes. (Nach BERNSTEIN.)

Auf diese Gesetzmäßigkeit hat zum erstenmal A. V. HILL[1] hingewiesen und sie in Beziehung gesetzt zu allgemeinen physiologischen Begriffen (Sauerstoffschuld usw.). Ein Eingehen auf diese Zusammenhänge würde hier zu weit führen; es sei auf die zitierte Arbeit von HILL verwiesen.

Tabelle der Weltrekorde im Wettlauf.

Entfernung m	Name des Weltrekordinhabers	Nation	Jahr	Zeit in Sekunden	Mittlere Geschwindigkeit m/sec.
100	Paddock	Amerika	1921	10,4	9,604
200	Locke	,,	1927	20,6	9,709
300	Paddock	,,	1921	33,2	9,036
400	Meredith	,,	1926	47,4	8,440
500	Peltzer	Deutschland	1926	63,6	7,86
800	Martin	Frankreich	1928	110,6	7,25
1000	Peltzer	Deutschland	1927	145,8	6,86
1500	,,	,,	1926	231	6,49
2000	Borg	Finnland	1927	323,4	6,18
3000	Nurmi	,,	1926	500,4	6,00
5000	,,	,,	1924	868,2	5,76
7500	,,	,,	1924	1342	5,59
10000	,,	,,	1924	1806,6	5,53
15000	,,	,,	1928	2809,5	5,34
16093	,,	,,	1928	—	5,34
19210,8	,,	,,	1928	3600	5,33
20000	Silipä	,,	1925	3989	5,01
25000	Martellin	,,	1928	5075,4	5,0
30000	Steenross	,,	1925	6371,6	4,7
33056	Green	England	1913	7200	4,6
42400	Kohlemainen	Finnland	1920	9155	4,63

Im vorliegenden interessiert uns der Vergleich mit den Werten beim Wettgehen. Die folgende Tabelle gibt die Weltrekorde für das *Wettgehen*.

[1] HILL, A. V.: Muscular work in man. — Derselbe: The physiological basis of athletic records. Laucet **209**, 481 (1925) und Nature **116**, 2919 (1925).

Tabelle der Weltrekorde im Wettgehen.

Entfernung m	Name des Weltrekordinhabers	Nation	Jahr	Zeit in Sekunden	Mittlere Geschwindigkeit m/sec.
3000	Rassmussen	Dänemark	1918	777,8	3,88
5000	„	„	1918	1319,8	3,80
10000	„	„	1918	2722,4	3,67
13403	Alitami	Italien	1923	3600	3,72
15000	Rassmussen	Dänemark	1918	4223	3,55
20000	Pavesi	Italien	1927	5862,2	3,41
24256	Roos	England	1911	7200	3,36
25000	Pavesi	Italien	1927	7567,4	3,31
50000	„	„	1927	16443	3,03
100000	Roos	England	1911	36260,8	2,75

Zur besseren Übersicht sind die Tabellen nochmal in graphischer Form dargestellt, und zwar sind in beiden Abb. 104 und 105 die bezeichneten mittleren Geschwindigkeiten als Ordinaten aufgezeichnet, als Abszissen sind in Abb. 104 die gebrauchten Zeiten, in Abb. 105 die zurückgelegten Strecken eingetragen.

Nimmt man an, daß der Wettläufer wie der Wettgänger bei Aufstellung eines Weltrekords bei Ankunft am Ziel bis zum Äußersten der möglichen Anstrengung (vgl. Hill) sich verausgabt hat, und daß die Anstrengung in eindeutiger Weise mit der geleisteten äußeren Arbeit (in dem auf S. 216 angedeuteten Sinne) in Beziehung steht, so würde man aus der Betrachtung der Tabelle bzw. der Abbildung zu schließen haben, daß das *Gehen anstrengender als das Laufen* ist.

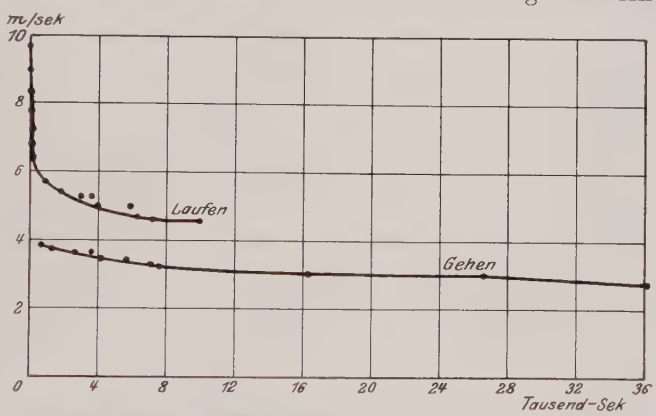


Abb. 104. Mittlere Geschwindigkeiten bei den Weltrekorden für Wettlauf (Kurve *a*) und Wettgehen (Kurve *b*) in Abhängigkeit von den gebrauchten Zeiten. Abszissen: Zeiten in 1000 Sek. Ordinaten: mittlere Geschwindigkeiten in m/sec.

Man kann nämlich durch Gehen sowohl wie durch Laufen seine Kräfte erschöpfen. Die Erschöpfung tritt beim Gehen allerdings erst nach längeren Entfernungen ein, während sie beim Laufen schon bei verhältnismäßig kleinen Entfernungen eintreten kann.

Nimmt man aber gleiche Entfernungen für Gehen und Laufen, bei der Erschöpfung eintritt, z. B. die Entfernung von 3 km, so kann man diese Entfernung laufend mit viel größerer Geschwindigkeit zurücklegen als gehend, um mit gleichem Erschöpfungszustand, nämlich völliger Erschöpfung, durchs Ziel zu kommen.

Oder nimmt man als Vergleich gleiche Zeiten, bis zu denen Erschöpfung eintritt, z. B. 8000 Sekunden, so kann der Läufer dabei eine viel größere Geschwindigkeit entwickeln, also einen viel größeren Weg zurücklegen als der Wettgeher. Aus allem folgt, daß die Berechnung von Marey und Demeny, die auf Zeiten umgerechnet, die zehnfache Arbeitsleistung für den Läufer gegenüber dem Geher errechnet, mit den Erfahrungen bei Lauf- und Gangweltrekorden nicht in Übereinstimmung zu bringen ist.

Es mag das damit zusammenhängen, daß nach einer brieflichen Mitteilung von Herrn BERNSTEIN die kinematischen Verhältnisse beim Wettläufer doch ganz andere zu sein scheinen, als man aus den bisherigen Versuchen über den Lauf geschlossen hat.

Nach der erwähnten Mitteilung, für die ich Herrn BERNSTEIN auch an dieser Stelle meinen besten Dank sage, erscheinen die Rumpfbewegungen des Läufers mit wachsender Geschwindigkeit immer mehr dynamisch ausgeglichen und nur die Arm- und Beinbewegungen verstärkt, so daß möglicherweise die äußere Arbeit (vgl. S. 216) nicht im gleichen Maß zunimmt wie die Geschwindigkeit. Umgekehrt ist es möglich, daß beim Wettgehen zur Erhöhung der Geschwindigkeit Bewegungen ausgeführt werden, die ganz andere sind, als sie beim normalen Gehen gefunden wurden, und daß so die große Arbeitsleistung zustande kommt.

Eine wirkliche Einsicht in die Verhältnisse der Arbeitsleistung ist allerdings erst möglich, wenn dieser Begriff genauer fixiert ist und in Beziehung gesetzt ist

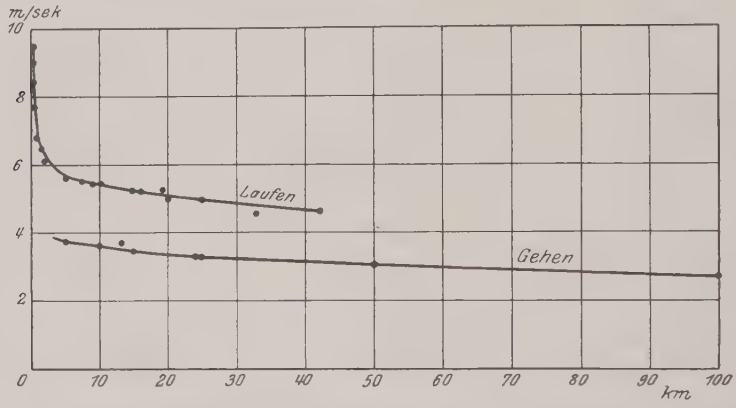


Abb. 105. Mittlere Geschwindigkeiten bei den Weltrekorden für Wettlauf und Wettgehen in Abhängigkeit von den zurückgelegten Strecken. Abszissen: zurückgelegte Strecken in km; Ordinaten: mittlere Geschwindigkeiten in m/sec.

zu der Dynamik der Bewegung, was wieder zur Voraussetzung hat, daß die Bewegung selbst genauer analysiert ist, als es bis jetzt möglich ist.

Praktische Laufkunde.

Die im vorhergehenden referierten Tatsachen und Theorien geben eine Andeutung von dem, was bis jetzt über die Kinematik und Dynamik des Laufes erarbeitet wurde.

Im Vergleich zu dem, was noch der Klärung bedürftig ist, ist es nicht sehr viel.

Um einen Begriff davon zu geben, welche *Aufgaben der physiologischen Mechanik* noch gestellt sind, mögen einige summarische Beobachtungen der praktischen Laufkunde hier noch angeführt werden. Man kann nämlich sehr wohl ein ausgezeichneter Läufer und Sportlehrer[1] sein, ohne von den Anfangsgründen der physiologischen Mechanik auch nur eine Ahnung zu haben.

So hat die *praktische Sportkunde* eine Fülle von empirischen Beobachtungen und Regeln gesammelt über das Laufen, die selbstverständlich in der physiologischen Struktur des Menschen und der betreffenden Aufgabe begründet sind, die aber in ihren Grundlagen bisher wissenschaftlich noch sehr wenig analysiert worden sind.

Wenn daher die praktischen Sportsleute sich auf die Ergebnisse der physiologischen Forschung berufen, so dürfte das in der Mehrzahl der Fälle ein Miß-

[1] Vgl. dazu BRAUS: Pflügers Arch. **205**, 160. Vgl. auch die Einleitung dieses Artikels.

verständnis sein. Der Sportsmann, der einen Lauf ausführt oder einen anderen die praktische Ausführung lehrt, kann unendlich viel mehr praktisch ausführen und lehren als der Physiologe mit seiner Kenntnis der Mechanik und physiologischer Gesetze theoretisch erklären kann. Ja es kann vorkommen, daß der Sportsmann sich für seine Leistungen wissenschaftlich ganz unhaltbare Theorien zurechtlegt, ohne seine Leistungen dadurch irgendwie zu beeinflussen, ja daß seine Schüler trotz der falschen Erklärungsversuche des Lehrers die Bewegungen richtig auszuführen lernen, weil die sich nicht an die Theorien halten, sondern die Bewegungen durch Nachahmung erlernen; wie ja auch das Kind Gehen und Laufen lernt, ohne von Schwerpunkten, Drehmomenten usw. etwas zu wissen (vgl. dazu Braus[1]).

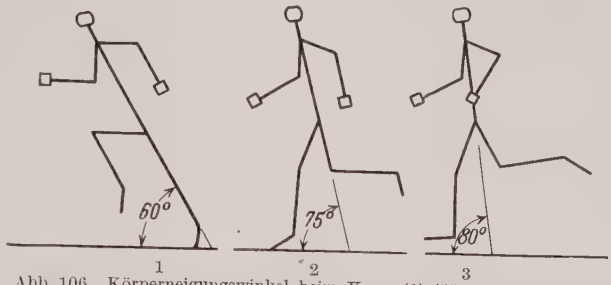


Abb. 106. Körperneigungswinkel beim Kurz- (1) (55—65°), Mittel- (2) (70—75°) und Langstreckenlauf (3) (75—85°). (Aus Mang: Lauf Sprung und Wurf.)

Die im folgenden versuchte Zusammenstellung einiger Ergebnisse der praktischen Laufkunde kann daher nur als *Materialsammlung* für eine spätere physiologische Forschung gewertet werden.

In der Praxis[2] hat sich die Einteilung der Läufe in Kurz- (100—400 m), Mittel- (800—1500 m) und Langstrecken (3000 bis 42 000 m) als zweckmäßig erwiesen.

Die ganze *Körperhaltung* ist bei diesen Laufstrecken eine verschiedene. Je kürzer die Laufstrecke ist, um so stärker ist die Vorneigung des Körpers nach vorne und um so stärker die Armbewegung.

Die Abb. 106 zeigt den Körperneigungswinkel bei den 3 Laufstrecken der Kurz-, Mittel- und Langstrecke, wie sie Mang[3] in seinem sportlichen Lehrbuch aus der *Praxis* beschreibt.

Auch für die Armführung gibt Mang typische Bewegungsformen. Je größer die Laufgeschwindigkeit ist, um so ausgiebiger die Armbewegung. Die Abb. 107 gibt die Armführungswinkel schematisch bei den verschiedenen Strecken.

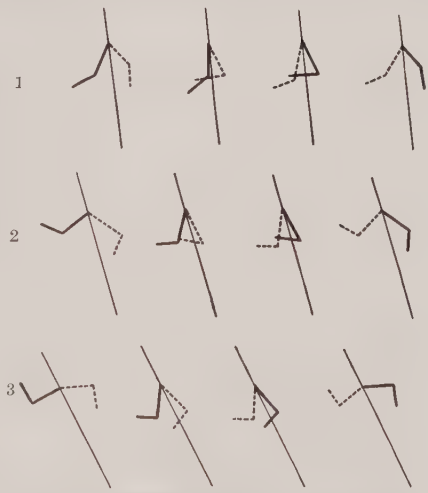


Abb. 107. Armführungswinkel: 1. Langstreckenlauf: Armwinkel 80 bis 130°, 2. Mittelstrecken: Armwinkel 70—120°, 3. Kurzstrecken (Tretstil): Armwinkel gleichbleibend 90°. (Nach Mang.)

Wenn Mang[4] von einem Tret-, Schwung-, Gleit- und Rollstil der Laufbewegung spricht, so sind mit diesen Bezeichnungen zweifellos richtige Beob-

[1] Braus: Pflügers Arch. **205**, 155—163 (1924).

[2] Von Büchern über den sportlichen Lauf seien genannt: Mang, L.: Lauf, Sprung, Wurf. Wien 1928. — Altrock, H.: Kleine Sportkunde. Thieme 1928. — Peltzer, O.: Das Trainingbuch des Leichtathleten. Stuttgart 1926. — Amberger, G. W.: Der Lauf. Leipzig u. Zürich: Grethlein. — Vgl. auch Joh. Müller: Die Leibesübungen. 5. Aufl. Teubner 1928. — Schmidt, F. A.: Unser Körper. 7. Aufl. Voigtländer 1927.

[3] Mang, L.: Lauf, Sprung, Wurf, S. 27 (1928).

[4] Mang, L.: Zitiert in Anm. 2 und 3.

achtungen der verschiedenen Bewegungsmöglichkeiten und Bewegungsformen beim Lauf gekennzeichnet; eine physiologische Begründung dieser verschiedenen Formen ist aber vorläufig nicht abzusehen.

Nach einer ganz vor kurzem erschienenen Untersuchung von Jokl[1] sind die beschriebenen und von den Praktikern bis jetzt angenommenen Unterschiede in den Laufstilen nicht vorhanden. Jokl stützt seine Behauptung auf Zeitlupenaufnahmen hervorragender Läufer und kommt zum Ergebnis, „daß sich der Laufstil sportlich geübter Kurz-, Mittel- und Langstreckenläufer prinzipiell in keiner Weise unterscheidet".

Über den Sprung.

In der Einleitung (S. 165) war auf die *zwei Möglichkeiten*, die der physiologischen Mechanik bei der Betrachtung der Bewegungsvorgänge zu Gebote stehen, hingewiesen worden: einmal kann man von den Grundtatsachen der Anatomie und Physiologie der Gelenke, Knochen und Muskeln usw. ausgehend, eine *Mechanik der Bewegung* aufzubauen versuchen, *oder* man kann zweitens die gegebene Bewegungsform abbauen in dem Sinne, daß man aus der registrierten Bewegung die ursprünglich wirkenden *Ursachen* rückschließend festzustellen unternimmt.

Im bisherigen haben wir uns vorzugsweise des zweiten Verfahrens bedient, besonders z. B. beim *Gang und Lauf*. Wir gingen von der gegebenen und möglichst genau registrierten Bewegung aus und suchten die wirkenden Ursachen festzustellen.

Beim *Sprung* können wir mit Nutzen das erste Verfahren anwenden. Für den Sprung haben wir nämlich, wenigstens soweit es sich um die Zeit für die Loslösung des Körpers vom Erdboden handelt, ein einfaches *physikalisches Modell*, nämlich den freifliegenden Körper, dem die Bewegung des Körperschwerpunktes folgen muß.

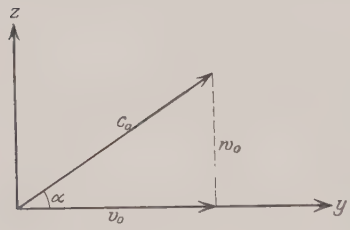


Abb. 108.

Wir können daher die Gesetze, nach denen der Schwerpunkt während der Zeit der Loslösung des Körpers vom Erdboden sich bewegt, direkt hinschreiben[2]:

Es sei (vgl. Abb. 108) c_0 die Anfangsgeschwindigkeit des Schwerpunktes. Der Startpunkt des Schwerpunktes wird dabei als Anfangspunkt eines Koordinatensystems genommen. Dann ist $c_0 = \sqrt{v_0^2 + w_0^2}$, wenn v_0 und w_0 die Komponenten der Geschwindigkeiten in den Koordinatenrichtungen sind. Die Neigung der Geschwindigkeitsrichtung, also der Absprungswinkel des Schwerpunktes, sei mit α bezeichnet. Dann ist $\operatorname{tang} \alpha = \frac{w_0}{v_0}$.

Während der Zeit der Loslösung des Körpers vom Boden wirkt von äußeren Kräften auf den Schwerpunkt nur die Schwerkraft. Die Differentialgleichungen der Bewegung sind also:

$$\frac{d^2 y}{dt^2} = 0\,, \qquad \frac{d^2 z}{dt^2} = -g\,. \tag{1}$$

Integriert gibt dies:

$$y = v_0 t\,, \qquad z = -\tfrac{1}{2} g t^2 + w_0 t\,. \tag{2}$$

Die Elimination von t gibt die Gleichung der Bahnkurve:

$$z = -\frac{1}{2} g \frac{y^2}{v_0^2} + \frac{w_0}{v_0} y\,; \tag{3}$$

Dies ist die Gleichung einer *Parabel*. Der Schwerpunkt beschreibt beim Sprung eine Parabel.

---

[1] Jokl, E.: Arbeitsphysiologie **1**, 296—305 (1929).
[2] Vgl. z. B. Cl. Schaefer: Einführung in die theoretische Physik **1**, 45 (1914).

Durch Differentiation von (2) erhält man die Geschwindigkeit:

$$\frac{dy}{dt} = v_0, \qquad \frac{dz}{dt} = -gt + w_0.$$

Die horizontale Komponente der Geschwindigkeit bleibt unverändert. Die vertikale Komponente ist zuerst (d. h. zur Zeit $t = 0$) gleich w_0, also nach oben gerichtet, wird dann mit wachsendem t kleiner und wird zur Zeit

$$t = \frac{w_0}{g} \text{ zu Null.} \tag{4}$$

Zu dieser Zeit, die „Steigzeit" genannt werden möge, hat der Schwerpunkt seine größte Höhe erreicht; dann kehrt die Geschwindigkeit ihr Vorzeichen um, der Schwerpunkt fällt dann.

Er hat seine Anfangshöhe wieder erreicht, wenn nach Gleichung (2) $z = -\frac{1}{2}gt^2 + w_0 t = 0$ ist. Das ist der Fall, wenn

$$t = \frac{2w_0}{g} \tag{5}$$

ist. Diese Zeit möge „Weitsprungzeit" genannt werden.

Die maximale Sprunghöhe des Schwerpunktes, d. h. die Erhebung des Schwerpunktes über seine Anfangslage, erhält man, wenn man die Steigzeit $t = \frac{w_0}{g}$ in die Gleichung (2) einsetzt:

$$z_{\max} = -\frac{1}{2}g\frac{w_0^2}{g^2} + \frac{w_0^2}{g} = \frac{w_0^2}{2g} \tag{6}$$

oder, da nach Abb. 108 $w_0 = c_0 \sin\alpha$ ist:

$$z_{\max} = c_0^2 \frac{\sin^2\alpha}{2g}. \tag{7}$$

Die größte Sprunghöhe wird man daher erhalten, wenn $\alpha = 90^\circ$ ist. Weiter ersieht man aus der Gleichung, daß die Sprunghöhe (d. h. Schwerpunktserhebung) mit dem Quadrat der Anfangsgeschwindigkeit wächst und proportional mit der Erdbeschleunigung abnimmt.

Die „Sprungweite" (unter Sprungweite den horizontalen Abstand der Schwerpunktslage bei Beginn und Ende des Sprunges verstanden, wobei die Schwerpunktshöhe vom Erdboden in beiden Lagen gleich sein soll) erhält man, indem man die „Weitsprungzeit" in die Gleichung (2) einsetzt:

$$y_{\max} = \frac{2v_0 \cdot w_0}{g} \tag{8}$$

oder, da nach Abb. 108 $v_0 = c_0 \cos\alpha$ ist:

$$y_{\max} = \frac{2c_0^2 \cos\alpha \cdot \sin\alpha}{g} = \frac{c_0^2}{g}\sin 2\alpha. \tag{9}$$

Die maximale Sprungweite erhält man deshalb, wenn $\alpha = 45^\circ$ ist.

Aus den Gleichungen lassen sich ohne weiteres eine Reihe von Gesetzmäßigkeiten ableiten, die beim Sprung zur Beobachtung kommen müssen.

In den Gleichungen für die Sprungweite (9) und die Sprunghöhe (7) kommt im Nenner die *Erdbeschleunigung* g vor. Da die Erdbeschleunigung an verschiedenen Breitegraden der Erde verschieden ist — an den Erdpolen ist die Erdbeschleunigung größer als am Äquator —, so muß auch die Sprunghöhe und die Sprungweite unter sonst gleichen Bedingungen auf den verschiedenen Breitegraden verschieden sein.

Für die praktische Sportkunde, für die es oft auf Zentimeter ankommt, um einen neuen Weltrekord aufzustellen, ist die Frage des Einflusses des Breitegrades auf die athletische Leistung unter Umständen von ausschlaggebender Bedeutung.

Döge[1] hat für den Sprung und einige andere athletische Übungen, bei denen dieselben Gleichungen anwendbar sind, die Veränderungen der Sprungweite usw. in ihrer Abhängigkeit von der Schwerebeschleunigung berechnet. Zwischen

[1] Döge, A.: Leibesübgn **1928**, H. 1, 23.

Stockholm und dem Äquator ändert sich die Schwerebeschleunigung um $4^1/_2$ ‰, zwischen Stockholm und Sidney bzw. Kapstadt um $2^1/_4$ ‰, zwischen Königsberg und München um $^3/_4$ ‰.

Nach der Gleichung (9) müssen sich die *Sprungweiten* usw. um denselben Prozentbetrag wie die Erdbeschleunigung, und zwar umgekehrt proportional, ändern. Das Resultat der Rechnung ist in der Tabelle zusammengestellt. Danach sieht man, daß für den *Weitsprung* bis 3,5 cm Differenz herauskommen kann, allein bedingt durch die Veränderung der Erdbeschleunigung. Es ergibt sich daraus, daß der Weltrekord im Weitsprung am Äquator um 3,5 cm besser ausfallen würde gegenüber der gleichen Leistung in Stockholm.

Tabelle.

Übung	Ungefähre Höchstleistung	$4^1/_2$ ‰	$2^1/_4$ ‰	$^3/_4$ ‰
Weitsprung	787 cm	3,5 cm	1,7 cm	0,6 cm
Dreisprung	1550 „	7,0 „	3,5 „	1,2 „
Kugelstoßen	1550 „	7,0 „	3,5 „	1,2 „
Diskuswurf	4800 „	21,6 „	10,8 „	3,6 „
Speerwurf	6700 „	30,1 „	15,0 „	5,0 „

Für den *Hochsprung* rechnet DÖGE etwa 0,5 cm maximale Höhendifferenz. Wenn man berücksichtigt, daß die maximale Schwerpunktserhöhung etwa 1 m beträgt, so bekommt man bei $4^1/_2$ ‰ in der Tat etwa 0,5 cm Unterschied zwischen der Weltrekordleistung Stockholm—Äquator[1].

Aus den Gleichungen (7) und (9) S. 229 geht weiter hervor, daß die *Sprunghöhe und Sprungweite* proportional mit dem Quadrat der Anfangsgeschwindigkeit anwächst. Ist die Anfangsgeschwindigkeit gleich, so muß auch bei gleichem Absprungwinkel und gleicher Erdbeschleunigung die Sprunghöhe (bzw. die Sprungweite) gleich sein. Andere Größen kommen in der Gleichung nicht vor.

Nach einer Betrachtung von HILL[2] ist die maximal erreichbare Geschwindigkeit für ähnlich gebaute Tiere, unabhängig von den linearen Dimensionen des Tieres. Alle ähnlich gebauten Tiere können nach HILL dieselbe maximale Geschwindigkeit erzielen, gleichgültig wie groß sie sind.

Der Gedankengang, der HILL zu dieser Feststellung geführt hat, ist der folgende: Es sei L die lineare Dimension einer Tiergruppe, die im übrigen „ähnlich" gebaut sei. Ist M die Masse eines Gliedes eines Tieres der Reihe, v die maximale Geschwindigkeit, die es mit diesem Glied erreichen kann, so ist die Bewegungsgröße dieses Gliedes Mv. Dann ist

$$Mv = Ft, \tag{1}$$

wobei F die Kraft ist, die die Bewegung erzeugt hat oder sie bremst, und t die Zeit, während welcher die Kraft wirkt.

Diese Zeit t wächst nach HILL proportional mit der linearen Dimension L des Tieres und nimmt ab umgekehrt proportional mit der maximalen Geschwindigkeit v. Also

$$t = \frac{L}{v}. \tag{2}$$

Da M, die Masse des Gliedes, proportional der dritten Potenz der linearen Dimension L ist, können wir die Gleichung (1) schreiben:

$$L^3 v = \frac{FL}{v}$$

oder

$$F = v^2 L^2. \tag{3}$$

[1] Vgl. auch E. LAMPE: Leibesübgn **1928**, H. 3.

[2] HILL, A. V.: Musc. movement in man. The G. Fisher Baker Lectureship at Cornell Univ. **1927**, 41.

F, die maximale Kraft, die von den Muskeln erzeugt werden kann, ist proportional dem Quadrat der linearen Dimension L, da nach HILL diese maximale Kraft abhängig ist von dem Widerstand, den die Gewebe des Körpers leisten können, bevor sie zu Bruch gehen. Und dieser Widerstand wächst mit dem Quadrat der linearen Dimension: Also

$$F = \text{const} \cdot L^2 . \tag{4}$$

Aus (3) und (4) folgt:

$$v^2 = \text{const.}$$

Also v^2 und somit auch v ist konstant.

Man hat somit Grund zur Annahme, daß die Geschwindigkeit, die ein Tier maximal erreichen kann, nicht von den linearen Dimensionen des Tieres abhängt, sondern für ähnlich gebaute Tiere annähernd gleich ist.

Daraus folgt aber, daß für ähnlich gebaute Tiere die *Sprunghöhe* (bzw. *Sprungweite*) annähernd *gleich* ist, mögen sie in ihrer Größe noch so verschieden sein. So springen nach HILL[1] Heuschrecke und Känguruh annähernd gleich weit und Pferd und Hund annähernd gleich hoch, trotzdem sie so sehr an Größe verschieden sind.

Es erledigt sich damit auch die oft ventilierte Frage, warum ein *Floh* beim Sprung eine *Höhe* erreichen kann, die das Vielfache seiner eigenen Körperlänge ausmacht, während z. B. der Mensch seinen Schwerpunkt maximal nicht viel höher als um die Hälfte seiner Körperlänge beim Sprung hochbringen kann. Da nach HILL die maximal erreichbare Geschwindigkeit von den linearen Dimensionen der Tiere unabhängig ist und die Sprunghöhe von der Anfangsgeschwindigkeit abhängt, muß ein kleines Tier die gleiche Höhe erreichen können als ein größeres gleichgebautes. Das kleinere Tier muß also ein größeres Vielfaches seiner eigenen Länge erreichen können als ein größeres Tier desselben Baues.

Auch eine andere, auf den ersten Blick merkwürdige Tatsache läßt sich mit Hilfe der Gleichungen (7) und (9) S. 229 erklären, das ist das scheinbar so auffallende Versagen der *Frauen* beim Weit- und Hochsprung gegenüber den *Männern*. Während beim Wettlauf die Frauen 84% der Maximalgeschwindigkeit der Männer erreichen können, können sie im Weitsprung im besten Fall nur 66% und im Hochsprung nur 75,5% der Leistung der Männer erzielen.

Das hat seinen Grund nach HILL[2] in den Gleichungen (7) und (9) S. 229, die besagen, daß die Sprunghöhe und Sprungweite proportional mit dem Quadrat der Anfangsgeschwindigkeit ansteigt.

Wenn sich die maximal erreichbaren Geschwindigkeiten bei Männern und Frauen wie 100 : 84 verhalten, so verhalten sich die Quadrate dieser Geschwindigkeiten wie 100 : 70,56. Die Frauen können daher notwendigerweise nur 70,56% der Sprungleistung der Männer erreichen, was durch den experimentellen Befund 66% bzw. 75,5% bestätigt wird. Es wird so ein zuerst sehr merkwürdiger Befund ganz einfach erklärt.

Eine weitere Folgerung aus den Gleichungen betrifft die Schwerpunktsbahn. Die *Schwerpunktsbahn* beim Sprung muß eine *Parabel* sein. Die Form und Lage dieser Bahn ist bereits vollkommen festgelegt, wenn der Körper den Boden verläßt. Der Springer kann also nach dem Absprung an ihr nichts mehr ändern.

Die Abb. 109 zeigt eine Sprungaufnahme nach BETHE[3]. In die Aufnahme ist die Schwerpunktsbahn eingezeichnet, wie sie sich aus den einzelnen Kinobildern mit Hilfe des FISCHERschen Schwerpunktsmodells (vgl. S. 187) ergibt. Die geringen Abweichungen der Schwerpunktsbahn von einer Parabel sind, worauf BETHE mit Recht hinwies, den Mängeln des FISCHERschen Modells, überhaupt der Schwierigkeit der Schwerpunktsbestimmung am Lebenden (vgl. S. 183 ff.) zuzuschreiben.

[1] HILL, A. V.: Musc. movement in man. Zitiert auf Seite 230. S. 42.
[2] HILL, A. V.: The physiological basis of athletic records. Lancet, 5. Sept., S. 481.
[3] BETHE. A.: Pflügers Arch. **222**, 334—349 (1929).

Die Arbeit von Bethe, der die Sprungaufnahme (Abb. 109) entnommen ist, enthält aber noch andere wichtige Beiträge zur *Physiologie des Sprunges*. Die Untersuchung geht von dem Gedanken aus, auch für die Beinmuskeln den Unterschied in der Größe der aktiven und passiven Muskelkraft aufzufinden. Auf die theoretischen Erwägungen soll hier nicht eingegangen werden. Uns interessiert die Bethesche Arbeit hier nur insofern besonders, als die Stemmkräfte der Beine untersucht werden, die für die Sprungleistung zwar maßgebend, aber bis jetzt niemals experimentell bestimmt wurden.

In der Abb. 110 sind Kraftkurven der Stemmuskeln der Beine wiedergegeben, wie sie Bethe an einem eigens für diese Untersuchungen gebauten Stemmkraftdynamometer gewonnen hat. Die Kräfte sind bei tiefer Hockstellung zuerst sehr klein und nehmen mit zunehmender Streckung zu (bis über 500 kg), um schließlich nach einem Maximum wieder abzunehmen. Die Kurven geben eine Erklärung für die Tatsache, daß die Knie beim Sprung aus dem Stand nur ganz wenig gebeugt werden. Es wird offenbar nur der Teil der Bewegungsfähigkeit der Beine ausgenutzt, bei der die Stemmkräfte besonders groß sind.

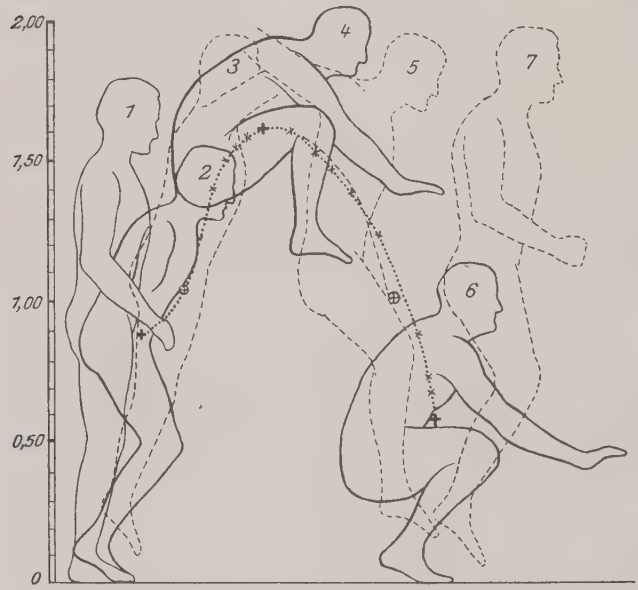


Abb. 109. Einige Phasen eines Hochsprunges der Versuchsperson N., kombiniert aus aufeinander projizierten Kinobildern. Die Schwerpunktslagen aller Bilder (auch der nicht eingezeichneten) wurden nach dem O. Fischerschen Modell aufgesucht und sind eingetragen (+). Die drei fetten Kreuze bedeuten die Schwerpunkte der Ausgangsstellung, der höchsten Stellung und der Endstellung. Die beiden Kreuze in Kreisen (⊕) entsprechen der Stellung, wo der Boden verlassen wird und wo die Füße wieder den Boden berühren. Gefundene Kurve der Schwerpunktsbewegung punktiert, berechnete gestrichelt.

Durch graphische Integration der Kraftkurve über den Schwerpunktsweg läßt sich nach Bethe auch die Arbeitsleistung beim Sprung bestimmen. In der Tabelle auf Seite 235 ist das Resultat der Betheschen Integration gedruckt.

Es sind die aus der Integration der Kraftkurven gefundenen Arbeitswerte in der Größenordnung (63—94%) der aus der tatsächlich stattgefundenen Schwerpunktserhöhung und dem Körpergewicht berechneten statischen äußeren Arbeit.

Viel größer ist die Bremsarbeit (vgl. Stab 7—10 der Tabelle auf Seite 235), die die Muskeln leisten müssen bei Tiefsprüngen aus beträchtlicher Höhe. Es ist dies ein weiterer Beweis für die von Bethe verfochtene Behauptung, daß die passive Kraft menschlicher Muskeln erheblich viel größer ist als ihre aktive Kraft.

Die Schwerpunktsbahn während des freien Sprunges ist eine *Parabel*. An der Lage der Parabel läßt sich während des Sprunges nichts ändern.

Was sich während des Sprunges noch ändern kann, ist die Gruppierung der Glieder um den Schwerpunkt herum. Der Springer wird dafür sorgen, daß beim Absprung der Schwerpunkt möglichst hoch über dem Erdboden liegt. Er wird also in möglichst senkrechter Körperlage zum Absprung zu gelangen

suchen und außerdem im Zehenstand abspringen. Denn in diesem Fall liegt der Schwerpunkt am weitesten oberhalb des Stützpunktes.

Während des Sprunges wird er beim *Hochsprung* versuchen, eine Drehung des Körpers um den Schwerpunkt und evtl. eine gegenseitige Lageänderung der Glieder zueinander herbeizuführen mit dem Erfolg, daß der Schwerpunkt möglichst niedrig über dem höchsten Punkt des Hindernisses das Hindernis passiert. Durch geeignete Krümmung des Körpers gelingt es theoretisch sogar, den Schwerpunkt unter dem höchsten Punkt des Hindernisses durchzuführen, ohne das Hindernis mit irgendeinem Körperteil zu berühren und umzuwerfen.

In der Abb. 111 ist eine Kinoaufnahme des sog. amerikanischen Scherhochsprungs zu sehen, an der das eben Gesagte in seiner praktischen Ausführung erkannt werden kann. Wie im einzelnen die Bewegung zustande kommt, darüber genaue Angaben zu machen, ist vorläufig unmöglich. Auch die Vorteile und Nachteile der verschiedenen Sprungstile theoretisch erklären zu wollen, ist wenigstens zur Zeit vergebliches Bemühen. Man muß sich begnügen, die bis jetzt gefundenen verschiedenen Sprungstile möglichst genau zu beschreiben, was aber mehr in die praktische Sportkunde gehört, als hierher. Deshalb sei auf die Sportliteratur[1] verwiesen. Auch die vielen schönen Feststellungen über Abarten des Sprunges, z. B. Stabhochsprung, Dreisprung usw., sollen hier nicht referiert werden, da bis jetzt keinerlei Aussicht besteht, die praktischen Resultate theoretisch verwerten zu können.

Dem Physiologen eröffnet sich hier, wie in der ganzen Sportphysiologie, ein weites Feld, das der Bestellung harrt. Wenn es mit Nutzen bearbeitet werden soll, dann kann es nur auf der Grundlage exakter Forschung geschehen, die im vorliegenden Falle ganz besonders mühsam ist. Nur

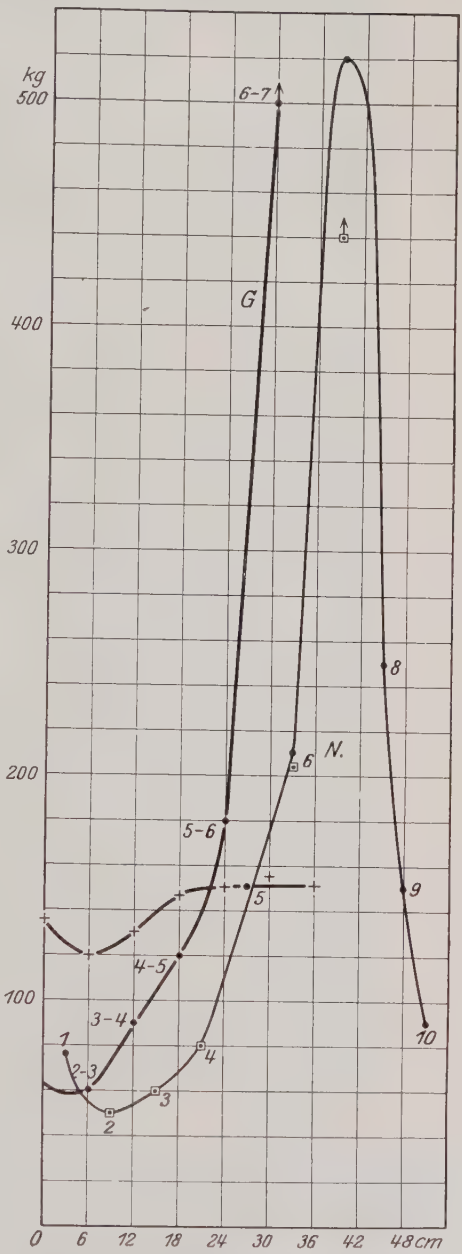


Abb. 110. Stemmkraftdiagramm von 2 Sportlehrern. •—• = Aktive Kraft. +—+ = Passive Kraft. Der Abszissenmaßstab gibt die ungefähre Verschiebung des Körperschwerpunktes von einer ziemlich tiefen Kniebeuge bis zum Zehenstand.

[1] Vgl. z. B. B. Mang: Lauf, Sprung, Wurf. Dort auch Literaturangabe (S. 350). — Vgl. auch A. Arnold: Bibliographie der Sportmedizin. Berlin 1927 und Ergänzung 1929.

Abb. 111. Der amerikanische Scherhochsprung (Kinoaufnahme). (Aus Mang, Lauf, Sprung und Wurf.)

der, der die Schwierigkeiten nicht erkannt hat, wird die Mühe, die man auf die physiologische Mechanik verwandt hat und noch verwenden wird, als unnütz vertan ansehen.

Tabelle. Vergleich der Muskelarbeit bei Hochsprung aus dem Stand und Tiefsprung mit den verfügbaren Arbeitsmengen bei Ausnutzung der aktiven Stemmkraft.

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
			Hochsprung			Tiefsprung				
	Gesamtarbeitsfähigkeit in kg/m	Beim Hochsprung ausgenutzte Arbeit in kg/m	Schwerpunktsüberhöhung in cm	Arbeit in kg/m	Ausnutzung gegenüber 3 in %	Absprungshöhe in cm	Schwerpunktssenkung in cm[1]	Bremsarbeit in kg/m	Mehrarbeit gegenüber 2 in %	Bemerkungen
B.	59	48	50	30,5	63	—	—	—	—	
D.	84	64	60	40,2	63	—	—	—	—	
H.	82,5	65	86	61,0	94	320	210	150	82	Absprung beim Stabhochsprung
W.	90	72,4	76	53,0	73	650	600	420	365	Unfreiwillig vom Dach einer Scheune
N.	90	70	74	52,5	75	550	345	245	170	Aus Hang von einem Geländer
	—	—	91	64,5	92	—	—	—	—	
G.	97	76	95	62,0	82	550	345	225	130	Wie bei N.
	—	—	—	—	—	240	220	143	47	Vom Gol. 2 mal kinematographisch aufgenommen

[1] Gerechnet von seiner Lage beim Absprung bis zu seiner Lage beim Aufkommen der Füße auf den Boden, also dem *Beginn* der Bremsarbeit.

Ortsbewegung der Säugetiere, Vögel, Reptilien und Amphibien.

(Ausgenommen sind die Bewegungen des Menschen, und die Flugbewegung.)

Von

René du Bois-Reymond

Berlin.

Mit 5 Abbildungen.

Zusammenfassende Darstellungen.

du Bois-Reymond, R.: Physiologie der Bewegung, in Wintersteins Handb. d. vergl. Physiol. **3**. Jena 1911. — Haughton: Principles of Animal mechanics. London 1873. — Marey: La machine animale. Paris 1873 — Locomotion, in D'Arsonvals Traité de physique biol. **1**. Paris 1901. — Milne-Edwards: Locomotion, in Leçons de Physiologie comparée **11** (1874). — Pettigrew: Animal locomotion. London 1873.

Eine reichhaltige Quelle ist das Bilderwerk von Muybridge (Animal locomotion. Philadelphia 1887), in dem 94 Bilderreihen die Bewegung des Pferdes, 96 Bilderreihen die Bewegungen von anderen Säugetieren und 27 Bilderreihen die Bewegungen von Vögeln wiedergeben. Die Bilder sind Reihen photographischer Augenblicksaufnahmen nach der Natur. Ein Verzeichnis gibt über die Bedingungen jeder einzelnen Reihe Bericht[1].

Kürzere Bearbeitungen des Gebietes und zerstreute Einzelangaben finden sich in physiologischen, vergleichend physiologischen und zoologischen Hand- und Lehrbüchern, wie Brehms Tierleben — Hesse u. Doflein: Tierbau und Tierleben — Ellenberger: Vergleichende Physiologie der Haussäugetiere. 1892 — Ellenberger u. Scheunert: Vergleichende Physiologie der Haussäugetiere. Berlin 1919 — Colin: Traité de Physiologie comparée. Paris 1870—1871, sowie in der hippologischen Literatur u. a. m.

Besonders zu erwähnen ist Abel: Paläontobiologie (Stuttgart 1912), worin eine umfassende Einteilung der verschiedenen Bewegungsweisen der Tiere aufgestellt wird.

[1] Die Benutzung dieses Werkes ist aber dadurch erschwert, daß viele der Bilder, entsprechend dem damals noch nicht sehr fortgeschrittenen Stande der photographischen Technik, an Deutlichkeit zu wünschen übriglassen. Die Bilder sind großenteils gegen einen Hintergrund aufgenommen, der in Quadrate von je 5 cm Seitenlänge eingeteilt ist. Wenn man die Bewegung an diesem Maßstab mißt, wird man Fehler von unbestimmbarer Größe machen, weil der Abstand des bewegten Körpers vom Hintergrund nicht bekannt ist. Die Messung am Hintergrunde kann auch deswegen nicht ganz genau sein, weil die Reihenbilder dadurch erzeugt sind, daß Batterien von je zwölf Objektiven, *nebeneinander angeordnet*, auf elektrischem Wege ausgelöst wurden. Daher ist die Stellung des Objektives bei jeder Einzelaufnahme etwas verschieden. Da aber die Aufnahmen aus 15 m Entfernung gemacht sind, und die Laufbahn der Tiere so nahe wie möglich vor dem Hintergrund angelegt war, können die auf diese Weise entstehenden Fehler nicht groß sein. Schlimmer ist, daß die Zahlen, die an der Abszisse des Maßnetzes angebracht sind, sehr oft auf den Bildern nicht lesbar sind, so daß die absolute Entfernung von einem Punkte auf einem Reihenbild bis zu einem Punkte auf dem folgenden Bilde nicht immer genau ermittelt werden kann. Da dies erforderlich ist, um aus den Bildern auf die Geschwindigkeit der Bewegung zu schließen, muß die Geschwindigkeit oft unbestimmt oder unsicher bestimmt bleiben.

Ortsbewegung der Tiere im allgemeinen.

Die Antriebskraft.

Als Grundlage jeder Betrachtung der Ortsbewegung der Tiere ist der Satz hinzustellen, daß die Fortbewegung nicht durch die Bewegung des Körpers allein, sondern durch die Gegenwirkung der Umwelt gegen die Bewegung des Körpers erzeugt wird. Dieser Satz ist nur eine Folgerung aus dem sogenannten „Schwerpunktssatz", der besagt, daß der Schwerpunkt eines Massensystems nur durch äußere Kräfte von der Stelle bewegt werden kann, aber nicht durch Kräfte, die nur zwischen Teilen des Massensystems wirken. Er wird handgreiflich bestätigt durch die Erfahrung, daß die Ortsbewegung durch Gehen, die auf rauhem Boden den Körper schnell vorwärts bringt, auf einem Boden, der wenig Reibungswiderstand gibt, wie beispielsweise eine Eisfläche, nur sehr wenig fördert. Als eigentlich wirksame Ursache der Ortsbewegung ist also die „Reibungskraft" des Bodens anzusehen, die eine Gegenkraft gegen die Bewegung des Körpers darstellt, die nach Größe und Richtung so anzusetzen ist, daß sie die im gleichen Augenblick vorhandene Beschleunigung des Gesamtschwerpunktes hervorbringt. Ausführlich behandelt diese Betrachtung Otto Fischer[1] in der Einleitung zum zweiten Teil seiner Untersuchungen über den Gang des Menschen.

Bewegung auf der Tretbahn.

Über den besonderen Fall, daß die Ortsbewegung durch gleichzeitige Bewegung des Bodens ausgeglichen wird, wie es beim Gehen auf der Tretbahn geschieht, sprechen sich Zuntz und Hagemann[2] in ihrem Werke über den Stoffwechsel des Pferdes aus und erwähnen dabei Messungen, die erweisen, daß die Arbeit beim Gehen auf der Tretbahn und bei fortschreitendem Gehen für gleiche Geschwindigkeit und gleiche Strecke tatsächlich dieselbe ist.

In besonderen Fällen kann sich allerdings die Bewegung auf der Tretbahn von der fortschreitenden Bewegung unterscheiden. Wenn ein Radfahrer auf festem Boden im Kreise fährt, muß er, um im Gleichgewicht zu bleiben, eine nach innen geneigte Lage einnehmen. Wird aber die kreisförmige Fahrbahn während des Fahrens rückwärts gedreht, so daß das Rad im Raum stillsteht, so bleibt es beim Fahren in senkrechter Stellung. Wenn die Fahrbahn plötzlich stockt, schießt das Rad auch nicht weiter, wie beim Stocken des Antriebs auf festem Boden, sondern da es vorher keine Geschwindigkeit hatte, setzt es sich erst allmählich in Bewegung.

Gehen und Laufen.

Die Ortsbewegung der Tiere auf festem Boden besteht demnach darin, daß Teile des Körpers rückwärts bewegt werden und durch die Widerstände, die sie dabei finden, Gegenkräfte hervorrufen, die den übrigen Körper vorwärts treiben. Insbesondere bei den Säugetieren ruht im allgemeinen der Körper auf den Extremitäten und bewegt sich vorwärts, indem die Extremitäten nach rückwärts gegen die erwähnten Widerstände arbeiten. Um größere Strecken zurückzulegen, muß die Bewegung wiederholt ausgeführt werden, und dabei können die Extremitäten einander ablösen, so daß es zu rhythmischer Schreitbewegung kommt. Mindestens ein Teil des Körpers muß bei jedem Schritt gehoben werden.

Damit ist die Gangbewegung gekennzeichnet als die Art der Ortsbewegung, bei der der Körper von den Extremitäten in regelmäßig abwechselnder Folge unterstützt und fortgeschoben wird. Zur vollständigen Begriffsbestimmung gehört noch, daß die Gangbewegung gegen die Laufbewegung abgegrenzt werde. Der Lauf unterscheidet sich vom Gang dadurch, daß der Körper sich beim Lauf vorübergehend ganz vom Boden entfernt. Demnach gehört zum Wesen der Gangbewegung, daß der Körper dauernd wenigstens mit einer Extremität den Boden berührt. Dazu sind mindestens zwei Extremitäten erforderlich, und

---

[1] Fischer, O.: Abh. sächs. Ges. Wiss., Mathem.-physik. Kl. **25**. Leipzig 1899.
[2] Zuntz u. Hagemann: Stoffwechsel des Pferdes, S. 8. Berlin 1898.

die theoretisch einfachste Form der Gehbewegung ist demnach der zweifüßige Gang. Zugleich ist diese Art des Gehens, als dem Menschen eigentümlich, am genauesten erforscht.

Ortsbewegung der Vierfüßer.

Nächst der Gangbewegung des Menschen ist die des Pferdes am genauesten untersucht, so daß es sich empfiehlt, hier zunächst auf die Bewegungsweise des Pferdes genau einzugehen, weil die Beobachtungen, die am Pferde gemacht sind, sich auf viele unter den andern Vierfüßern übertragen lassen, und mithin als Grundlage für die Betrachtung der Bewegung der Vierfüßer überhaupt dienen können.

Vom Stehen und Gehen des Pferdes.

Stehen des Pferdes.

Gewichtsverteilung und Schwerpunkt.

Im Gegensatz zu der aufrechten Haltung der Zweifüßer hat bei den Vierfüßern der Rumpf im allgemeinen wagerechte Lage. Daraus ergeben sich für das Stehen des Pferdes ganz andere statische Bedingungen wie für das des Menschen: Die Unterstützungsfläche ist im Verhältnis zur Höhenlage des Schwerpunktes größer, und somit die Festigkeit des Standes auch größer. Das Gewicht des Körpers ist auf 4 Stützen verteilt, jede einzelne wird also weniger belastet.

Colin[1] führt Wägungen an einem Pferde an, das mit den Vorderbeinen auf einer, mit den Hinterbeinen auf einer andern Waage stand. Dabei zeigte sich, daß die vordere Waage mit 210, die hintere mit 174 kg belastet war. Wenn das Pferd den Kopf vorstreckte, kamen auf die vordere Waage 218, auf die hintere 166 kg, waren Hals und Kopf zurückgenommen, so lasteten auf der vorderen Waage nur 200, auf der hinteren 184 kg.

Der Schwerpunkt des Pferdes soll nach Colin in der Ruhestellung über dem Schwertfortsatz des Brustbeins etwa zweimal so weit von der Rückenfläche wie von der Brustfläche entfernt liegen.

Der Rumpf des Pferdes als Brücke betrachtet.

Der Aufbau des Pferdekörpers beim ruhigen Stehen ist von Zschokke[2] mit dem einer Brücke verglichen worden, die auf zwei Pfeilern, Vorder- und Hinterhand, ruht. Hierbei wird besonders hervorgehoben, daß die Wirbelsäule in ihrem mittleren Abschnitte kleinere Körper und kürzere Fortsätze zeigt als in Schulter- und Lendengegend. Die Wirbel, mit den Körpern gegeneinander ruhend und an den Dornfortsätzen durch Bänder verbunden, sollen dabei durch das Körpergewicht eine doppelte Beanspruchung erfahren, indem an den Enden der Dornfortsätze eine wagerechte Zugspannung, auf die Körper dagegen eine waagerechte Druckspannung einwirkt. Diese Betrachtungen erscheinen mir anfechtbar. Der Vergleich mit einer Brücke lehrt gar nichts, denn es gibt sehr verschiedene Arten Brücken. Stellt der Rumpf einen einfachen Tragbalken vor, der über zwei Joche gebrückt ist, so ist die Beanspruchung in der Mitte am größten und der obere Teil des Balkens wird auf Druck, der untere auf Zug beansprucht. Dann passen also die Angaben nicht, nach denen die Wirbelsäule in der Mitte am schwächsten gebaut ist, und darin oben Zug, unten Druck wirken soll. Man muß daher wohl an eine Stützbrücke denken, die auf ihre Pfeiler unten Druck und oben Zug ausübt. Dann drängt sich aber die Frage auf, ob denn die Extremitäten als feststehende Pfeiler angesehen werden dürfen. Ebenso ist es mindestens fraglich, ob man die Form der Wirbelsäule ausschließlich auf die statische Beanspruchung durch das Körpergewicht beziehen darf. Dagegen ist sicher, daß die Wirbelsäule des Pferdes beim Hinjagen über Stock und Stein, oder gar beim Hindernisspringen unter einem Reiter viel stärker

[1] Colin: Traité de Physiologie comparée. Paris 1871.

[2] Vgl. Zietschmann bei Ellenberger u. Scheunert: Handb. d. vergl. Physiol. d. Haussäugetiere, S. 542. Berlin 1910.

beansprucht wird, als jemals durch das Gewicht des Körpers allein. Die gewaltigen Kräfte, die in solchen Fällen zwischen Wirbelsäule und Gliedmaßen wirken, erfordern den stärkeren Bau der Schulter- und Lendenwirbel, schon um hinreichend große Ansatzflächen für die Muskeln zu gewähren.

Die Beine als Stützen.

Den Extremitäten des Pferdes wird die Eigenschaft zugeschrieben, ihrer ganzen Länge nach durch Bänderspannung gegen Einknicken versteift zu sein. Damit soll die Erfahrung erklärt werden, daß viele Pferde kein Bedürfnis zeigen sich niederzulegen. Diese Lehre wird[1] etwa wie folgt vorgetragen: Die Last des Rumpfes wirkt auf das Schulterblatt so ein, als sei sie in einem Punkte vereinigt, der senkrecht über dem Ellenbogengelenk liegt. Schulterblatt und Oberarmbein bilden miteinander einen nach hinten offenen Winkel von etwa 100°. Das Schultergelenk würde daher unter der Last einknicken, wenn nicht die Sehne des Biceps, die vor dem Schultergelenk herabzieht, das Gelenk festgestellt hielte. Durch die Spannung des Biceps wird gleichzeitig der Lacertus gespannt, der bis zur Mittelhand hinabzieht. Da die Knochen vom Ellenbogen abwärts bis zum Fesselgelenk annähernd senkrecht übereinander stehen, das Fesselgelenk aber einen nach vorn offenen Winkel bildet und deshalb bei dem Bestreben einzuknicken die Sehnen und Bänder anspannt, die an der Volarseite bis zum Oberarmbein hinauf verlaufen, ist dieser Teil des Beines so versteift, daß er eine feste Stütze bildet.

Beim Hinterbein ist es ähnlich: Die Last ruht auf dem Oberschenkelkopf, der sich senkrecht über dem Fuß befindet. Das Knie bildet einen nach hinten offenen Winkel, das Fußgelenk einen nach vorn offenen Winkel. Wenn das Knie gegen Einknicken gesichert ist, ist zugleich durch die Spannung der Sehnenstränge im Gastrocnemius das Fußgelenk gegen Einknicken festgestellt. Der untere Teil des Hinterbeins verhält sich ganz so, wie der des Vorderbeins.

Um diese Darstellung zu stützen, wird betont, daß die betreffenden Muskeln ihrer ganzen Länge nach von starken Sehnenstreifen durchsetzt sind. Aus der obigen Zusammenfassung geht hervor, daß es vor allem auf die Feststellung des Schultergelenks und des Kniegelenks ankommt. Hierüber wird angegeben, daß die Sehne des Biceps am Schulterblatt und die Kniescheibe am Oberschenkelknochen durch Knochenvorsprünge in ihrer Lage erhalten werden. Endlich wird ein Versuch geschildert, der darin besteht, einen Pferdekadaver auf seinen vier Beinen zum Stehen zu bringen, nachdem nur die beiden Kniescheiben durch je einen Nagel an ihrer Unterlage festgeheftet worden sind. Nach Zietschmann soll sogar die Kniescheibe auch ohne Nagel „auf dem medialen Rollkamme reitend derart verankert" sein, daß sie „gegen distal gerichteten Zug völlig fixiert ist". Hierbei bleibt unklar, wie denn, wenn im Stehen das Knie mechanisch fixiert ist, bei anderen Gelegenheiten das Knie frei beweglich sein kann. Dieselbe Frage entsteht auch mit Bezug auf das Schultergelenk und auf die Anspannung der Sehnenstreifen, die doch nur an den Grenzen des Bewegungsumfanges straff gespannt sein können. Was den erwähnten Versuch betrifft, deutet das Annageln der Kniescheiben darauf hin, daß das Kniegelenk durch die bloße „Verankerung" doch wohl nicht hinreichend versteift wird. Außerdem muß wohl, um den Kadaver aufstellen zu können, Kopf und Hals noch besonders gestützt werden, wodurch die Probe in bezug auf die Vorderbeine an Überzeugungskraft verliert. Schließlich drängt sich dann noch die Frage auf, ob nicht bei anderen Einhufern genau dieselben anatomischen Verhältnisse angetroffen werden, obgleich diese nicht so anhaltend stehen wie die Pferde.

Die Bewegungen der Beine beim Gehen.

Die Bewegungsfreiheit.

Am Bau der Extremitäten des Pferdes fällt im Vergleich zu denen des Menschen sogleich die Beschränkung der Beweglichkeit auf. Knochen und Muskeln erscheinen ausschließlich an die Geh- und Laufbewegung angepaßt, das heißt, sie sind hauptsächlich auf Vor- und Rückwärtsschwingen in sagittaler Ebene eingerichtet. Der Bewegungsumfang fast aller Gelenke ist kleiner als beim Menschen. Selbst mit Hilfe der Verschiebung des Schulterblattes kann der Humerus nicht weiter als bis etwa in die Richtung der Körperachse dorsalflektiert und von da aus nur etwas über einen rechten Winkel ventralflektiert werden. Das Ellenbogengelenk läßt weniger Beugung und Streckung zu als

[1] Vgl. Ellenberger u. Scheunert: Lehrb. d. vergl. Physiol. d. Haussäugetiere, S. 546. Berlin 1910.

das des Menschen. Das Handgelenk hat nur etwa einen Rechten Bewegungsumfang, die Mittelhand- und Phalangealgelenke ebenfalls weniger als die des Menschen. An Abduction, Adduction und Rotation ist das Pferdebein dem Menschenarm gar nicht zu vergleichen. Das Hüftgelenk hat gleiche Freiheit aber nur etwa halb soviel Bewegungsumfang wie das des Menschen, das Knie kann nicht vollkommen gestreckt und auch nur weniger gebeugt werden wie das menschliche. Dagegen hat das Fußgelenk mehr Beweglichkeit als das des Menschen, nämlich etwa 180°. Mittelhand und Phalangealgelenke verhalten sich wie beim Vorderbein.

Bei dieser beschränkten Beweglichkeit ist auch die Zahl der Muskeln geringer und ihre Funktion gewissermaßen vergröbert.

Die vorwärtstreibende Wirkung der Beine.

Um die Tätigkeit der Beine in ihrer Bedeutung für die Fortbewegung des Körpers faßlich darzustellen, kann man die gesamte Bewegungsfreiheit der Hufe gegen den Körper in zwei Möglichkeiten einteilen, nämlich erstens die Möglichkeit, daß durch Streckung oder Beugung im Beine der Huf vom Körper entfernt oder ihm genähert wird, und zweitens die Möglichkeit, daß das Bein um sein proximales Gelenk Winkelbewegungen ausführt. Man kann sich also vom mechanischen Standpunkt die Beine durch lineare Stützen ersetzt denken, die erstens sich verlängern und verkürzen und zweitens um die Punkte, in denen sie mit dem Körper verbunden sind, Winkelbewegungen machen können. Diesen beiden Bewegungsmöglichkeiten entsprechen zwei Arten, wie die Beine zur Vorwärtsbewegung des Rumpfes dienen: Denkt man sich die an Stelle der Beine angenommenen Stützen in schräg nach hinten gerichtete Stellung gebracht und nun verlängert, so werden sie eine vorwärtsstemmende Wirkung auf den Körper ausüben. Aber auch wenn sie, ohne sich zu verlängern, alle gemeinsam eine Winkelbewegung im Sinne einer Flexion caudalwärts ausführen, wird der Körper, da die Füße an ihren Standorten bleiben, nach vorn verschoben werden.

Fast alle Untersucher haben die treibende Kraft bei der Gangbewegung nur in der Stemmwirkung der Beine gesucht. Ein einziger, Le Hello[1], hat aber wiederholt mit dem größten Nachdruck hervorgehoben, daß auch die Winkelbewegung der Beine zur Fortbewegung beiträgt. Auffälligerweise hat kein einziger späterer Bearbeiter[2], ausgenommen E. J. Marey, in D'Arsonvald, Traité de Physique Biologique, Le Hellos Arbeiten berücksichtigt.

Le Hello beruft sich zunächst auf die Bewegung eines Modells, an dem die Längsachse des Körpers durch eine waagerechte Eisenstange dargestellt ist, die auf Stützen ruht, deren obere Enden in zwei Punkten, Schulter- und Hüftgelenk entsprechend, mit der Stange und deren untere Enden, den auf dem Boden ruhenden Füßen entsprechend, mit einem Bodenbrett gelenkig verbunden sind (s. Abb. 111). Wird durch die Kraft gespannter Federn (*IX*, I′X′ der Abbildung) der Winkel zwischen Rumpf und Vorderbein und zwischen Schwanz und Hinterbein vermindert, so bewegt sich der Rumpf nach vorn. Denkt man sich nun die Federn entspannt, die Stützen durch Nachahmung der Schreitbewegung nach vorn geführt, die Füße an ihren neuen Standorten wieder ge-

[1] Le Hello: De l'action des organes locomoteurs etc. J. d'Anat. et Physiol. **29**, 65 (1893); **31**, 81 (1895); **33**, 356 (1897) — Ferner: Actions musculaires locomotrices. Ebenda **42**, 141 (1905); **44**, 65 (1907) — Endlich: Puissance locomotrice essentielle etc. Ebenda **50** (1914).

[2] Es scheint, daß Le Hellos Lehre in neuester Zeit doch endlich Anerkennung findet. Vgl. Schauder: Historisch-kritische Studie über die Bewegungslehre des Pferdes. Berl. tierärztl. Wschr. **13**, 124, 135 (1923). — Vgl. auch W. A. Mijsberg: Die Anatomie der Beckenverbindungen bei den Säugetieren. Anat. H. **58**, 455.

lenkig befestigt und die Federn wieder gespannt, so kann von neuem dieselbe Bewegung beginnen und dies Spiel beliebig oft wiederholt werden. *Es ergibt sich also eine vollkommene Nachahmung der Gangbewegung ohne jede Stemmwirkung der Beine.*

Le Hello vergleicht nun diese Wirkungsweise der Beine mit der der untersten Speiche am Triebrad einer Lokomotive, die um die Nabe eine Winkelbewegung ausführt, während ihr unteres Ende auf der Schiene feststeht. Ich habe in Wintersteins Handbuch [3, 72 (1911)] den Vergleich der Gehbewegung mit der eines Rades ausdrücklich abgelehnt, weil beim Gehen die Beine sich verkürzen und verlängern, während das Wesen der Rollbewegung gerade im Gegenteil darauf beruht, daß alle Speichen des Rades gleich lang sind. In dem Sinne, in dem Le Hello ihn braucht, trifft aber der Vergleich so gut zu, daß ich die vorwärtstreibende Wirkung der Beine durch bloße Winkelbewegung im folgenden kurz als „Speichenwirkung" bezeichnen will. Man hat dabei an die Speichen eines *Triebrades* zu denken.

Le Hello bemüht sich ferner nachzuweisen, daß die Stemmwirkungen beim Gang des Pferdes nur unwesentlich seien. Tatsächlich sind sie beim gewöhnlichen Schritt nicht erkennbar, und Le Hello gibt an, daß selbst mit Hilfe photographischer Meßverfahren nur eine sehr geringe Veränderung in der Winkelstellung des Kniesgefunden werden könne. Die Stemmwirkungen müssen auch schon deswegen unbedeutend sein, weil sie erst beginnen können, wenn das betreffende Bein schräg nach hinten gerichtet ist. Daß in dieser Stellung das Bein gestreckt wird, ist sicher. Einstimmig geben nämlich alle Beobachter an, daß, während der Huf auf dem Boden ruht und der Körper sich vorwärts bewegt, das Bein eine Winkelbewegung um den ruhenden Huf als Scheitelpunkt ausführt, wobei, wenn die Länge des Beins unverändert bliebe, jeder Punkt des Beines, also auch sein oberes Ende, eine Kreislinie um den Huf beschreiben müßte. Dabei würde der Körper bis zu dem Augenblick, in dem das Bein gerade senkrecht steht, gehoben werden und von da an wieder absinken. Solche Hebungen und Senkungen finden auch wirklich statt, sie sind aber nicht so groß wie sie sein würden, wenn die Enden der Beine wirkliche Kreisbogen beschrieben. Nach einstimmigen Angaben aller Beobachter werden nämlich die Hebungen und Senkungen dadurch abgeschwächt, daß jedes Bein in gestreckter Stellung niedergesetzt, dann leicht gebeugt und dann wieder gestreckt wird. Die Bahn, die der Körper beschreibt, ist zwar eine Wellenlinie, aber eine viel flachere, als wenn sie sich aus Kreisbogen mit der unveränderten Länge der Beine als Radius zusammensetzte.

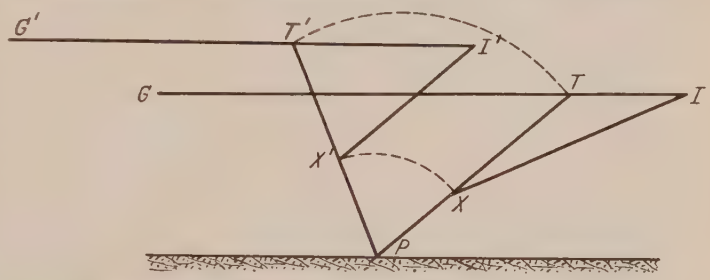


Abb. 112. Speichenwirkung des Hinterbeins vom Pferde. Die Figur stellt den hinteren Teil des Le Hellosschen Modells oder des Körpers selbst dar. GJ = Längsachse des Rumpfes (G Kopfende), T = Hüftgelenk, TP = Längsachse des Hinterbeins. JX = ischiotibiale Muskeln in der Anfangsstellung. Bei ihrer Kontraktion führen sie zur Endstellung $G'T'J'X'$. Das Bein TP macht eine Winkelbewegung um P, der Rumpf wird von links nach rechts um die Entfernung von T nach T' gefördert.

Das Bein ist also beim Schreiten in der senkrechten Stellung gebeugt und streckt sich, indem es in die vom Körper aus schräg nach rückwärts geneigte Stellung übergeht. Le Hello berechnet, daß in der günstigsten Stellung, die

während des Schrittes vorkommt, die vorwärtsgerichtete Komponente der Streckkraft nur etwa dem dritten Teil der Last gleichkommt, die auf dem betreffenden Beine ruht. Demnach wäre sogar beim Ziehen die Stemmwirkung der Beine viel geringer als ihre Speichenwirkung. Dem widerspricht es nicht, daß in Fällen, wo eine sehr große Zugkraft gefordert wird, etwa beim Anziehen eines schweren Wagens auf weichem Boden, das Pferd seine Zuflucht zum Abstemmen mit beiden Hinterbeinen nimmt, denn in diesen Fällen wird der ganze Körper in eine Haltung gebracht, die von der Haltung beim gewöhnlichen Gehen stark abweicht.

Endlich bespricht Le Hello die Muskeln an Schulter und Hüfte und zeigt, daß deren Anordnung ebenso sehr auf kräftige Speichenwirkung wie auf Stemmwirkung eingerichtet ist. Nach seiner Lehre sind es statt der Streckmuskeln flektierende Muskeln, die den Hauptantrieb beim Gehen liefern. Die Streckung der Vorderbeine wird durch den Serratus und durch die Extensoren der Schulter bewirkt. Die Flexion führen dagegen Latissimus und Pectoralis aus, also viel stärkere Muskeln. Beim Hinterbein fällt die Streckung dem Triceps cruralis und dem Gastrocnemius zu, während die Flexion hauptsächlich vom Ischiotibialis, Biceps, Semitendinosus und Semimembranosus, also wiederum von sehr starken Muskeln ausgeführt wird. Diese Betrachtung genügt für sich allein, um die Lehre Le Hellos gegenüber der älteren Auffassung zu bestätigen, denn es leuchtet ein, daß für die wesentlichste Bewegung die stärksten Muskeln ausgebildet sind.

Wechselgelenk.

Auffälligerweise wird in keiner der mir bekannten Beschreibungen der Bewegung des Pferdes einer Eigentümlichkeit gedacht, die doch geeignet erscheint, auf die Gangbewegung einen gewissen Einfluß zu üben. Ellenbogengelenk und Fußgelenk des Pferdes sind „Wechselgelenke“[1]. Ihre Flächen haben Walzenform oder genauer gesprochen Schraubenform, die Seitenbänder aber sind exzentrisch so befestigt, daß sie in der Mittelstellung des Gelenkes in beträchtlichem Grade gespannt sind. Will man ein Bänderpräparat von einem dieser Gelenke aus der gestreckten Stellung in die gebeugte bringen, so hat man den recht beträchtlichen Widerstand der sich spannenden Bänder zu überwinden, bis die Mittelstellung erreicht ist. Setzt man die Beugung über die Mittelstellung hinaus fort, so schnappt das Gelenk plötzlich in die volle Beugestellung. Aus dieser ist es wieder nur gegen den Spannungswiderstand der Bänder in die Mittelstellung zurückzubringen und springt bei fortgesetzter Streckung in die volle Streckstellung über. Die genannten Gelenke haben also zwei Ruhelagen, in denen sie zu beharren streben, die gebeugte und die gestreckte. Es ist anzunehmen, daß auch für Unterarm und Fuß des lebenden Pferdes Beugestellung und Streckstellung in derselben Weise Ruhestellungen sind wie beim Bänderpräparat. Messungen, die darüber Auskunft geben könnten, ob die Drehungsmomente der Schwere an Unterarm und Fuß des Pferdes größer sind als die Spannungswiderstände der Gelenke, sind meines Wissens nicht vorgenommen worden. Der Umstand, daß beim Gehen und Laufen des Pferdes Unterarm und Fuß einen großen Teil des Vorschwingens in unveränderter starker Beugestellung ausführen, läßt vermuten, daß diese Beugestellung durch de Ruhestellung der Wechselgelenke gegeben sei.

Das zeitliche Verhältnis der Beinbewegungen.

Die Tätigkeit der Beine beim Gehen und Laufen läßt sich im allgemeinen folgendermaßen beschreiben: Jedes Bein fußt während eines Zeitraumes, der als „Stützzeit“ bezeichnet werden soll, auf einer Stelle und wird während eines zweiten Zeitraumes, der als „Schwingzeit“ bezeichnet werden möge, vom Boden gehoben, nach vorn geschwungen und wieder niedergesetzt. Damit ist ein Doppelschritt beendet, und es beginnt die nächste Stützzeit des betreffenden Beines. Im allgemeinen wechseln die beiden Vorderbeine, und ebenso die beiden Hinter-

[1] Pütz, H.: Beiträge zur Anatomie und Physiologie des Sprunggelenks. Dissert. Berlin 1876 u. Z. prakt. Vet.wiss. **1876**. — du Bois-Reymond, R.: Über die sog. Wechselgelenke beim Pferde. Verh. physiol. Ges. Berlin **23**, VII, 23 (1898).

beine, miteinander in diesen beiden Tätigkeiten regelmäßig ab, so daß die Mitte der Schwingzeit des rechten mit der Mitte der Stützzeit des linken Beines zusammenfällt, und umgekehrt. Die Bewegungen, die das rechte und linke Bein machen, sind dabei genau gleich, finden aber an verschiedener Stelle und zu verschiedener Zeit statt. Demnach läßt sich die Bewegung der Vierfüßer in vielen Fällen dadurch anschaulich machen, daß man den Vierfüßer als aus zwei hintereinander herschreitenden Zweifüßern zusammengesetzt auffaßt.

Während der Stützzeit von Vorderbein oder Hinterbein beschreibt die Schulter oder Hüfte, weil der Huf auf seiner Stelle bleibt, während der Körper vorrückt, einen Bogen mit dem Bein als Radius um den Huf als Mittelpunkt. Während der nun folgenden Schwingzeit wird der Körper unter dem Einfluß der Schwungkraft, die ihm bei den vorhergegangenen Schritten erteilt worden ist, und durch die Bewegung der anderen Beine vorwärts bewegt, und zugleich führt das Bein seinen Vorschwung aus, wobei der Fuß einen Bogen um das Gelenk beschreibt, der aber, weil das Bein sich stark beugt, gegen den Drehpunkt konvexen Verlauf nimmt. Die Winkel, um die sich das Bein während der Stützzeit und während der Schwingzeit dreht, sind notwendig einander gleich, weil aber während der Schwingzeit der Körper vorrückt, ist der Weg, den der Huf zurücklegt, länger als der Bogen, den das Gelenk während der Stützzeit beschreibt, und zwar, weil die Vorwärtsbewegung des Körpers auf der Bewegung des gegenseitigen Beines beruht, die der des betrachteten Beines gleich ist, gerade *doppelt so lang. Der Huf bewegt sich deshalb auch beim Vorschwingen mit doppelt so großer mittlerer Geschwindigkeit wie der Körper.*

Die Stützarbeit der Beine.

So lange der Fuß auf dem Boden ruht, kann das Bein den Körper stützen. Beim Gehen müssen aber die Füße abwechselnd vorrücken, wobei sie ihrerseits vom Körper getragen werden. Ist während dieser Zeit der Körper von den anderen Beinen unterstützt, so handelt es sich um Gehen. Sind auch nur einen Augenblick alle Füße zugleich vom Boden entfernt, so daß der Körper frei schwebt, so handelt es sich um Laufen. Obgleich theoretisch ein unmerklicher Übergang von unendlich kurzer Stützung zu freiem Schweben denkbar wäre, sind Gehen und Laufen voneinander scharf zu scheiden, weil beim Laufen dem Körper, um ihn auch nur einen Augenblick schwebend zu erhalten, eine Geschwindigkeit nach oben erteit werden muß, was eine ganz andere Muskeltätigkeit verlangt wie das Gehen.

Beim ruhigen Stehen ist das Pferd von allen vier Beinen unterstützt, beim Gehen aber zeitweilig nur von drei, oder gar nur von zwei oder einem einzigen Bein. In diesen Fällen neigt der Körper dazu, nach der Seite umzufallen, an der die Unterstützung fehlt. Dies wird dadurch verhindert, daß vor dem Abheben der Beine dem Schwerpunkte des Rumpfes eine Geschwindigkeit nach der Seite der stehenbleibenden Beine erteilt wird. Der Körper wird also nach der Seite der Unterstützung zu geschleudert und schwankt dann unter der Einwirkung der Schwerkraft wieder nach der Seite, wo die Unterstützung fehlt.

Über die Art und Weise, wie im folgenden die Bewegung der Beine graphisch wiedergegeben ist.

Um die Geh- und Laufbewegung der Vierfüßer anschaulich zu machen, wird es nützlich sein, eine Darstellungsweise einzuführen, die es gestattet, die Bewegungen aller vier Hufe mit einem Blick zu übersehen. Hierbei steht zur Wahl, ob man die räumlichen oder die zeitlichen Verhältnisse darstellen will. Die vollkommene Darstellung würde erfordern, daß für jedes der vier Beine, oder sogar für deren einzelne Glieder, die Bewegung nach drei Achsen des Raumes und nach der Zeit aufgezeichnet würde. Das ergäbe eine Unmenge von

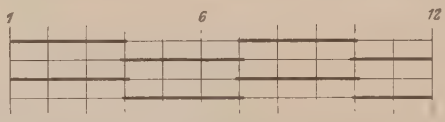
Kurven, die gewiß keine leichte Übersicht gewähren könnten. Begnügte man sich, bloß die Bewegung in der Gangrichtung aufzuzeichnen, so hätte man es zwar mit nur vier Kurven zu tun, die aber, weil sie im ganzen eine dauernde Vorwärtsbewegung bedeuten, nur mit großer Raumverschwendung gezeichnet werden könnten. Bezöge man die Bewegung auf ein mit gleichförmiger Geschwindigkeit fortschreitendes Koordinatensystem, so wäre auch keine leichte Übersicht zu erreichen. Die räumliche Bewegung der Hufe, die eine Reihe von Bogenlinien von einem Tritt zum nächsten darstellt, läßt obendrein für sich allein sehr wenig von den Eigentümlichkeiten der Gangart erkennen. Weit besser ist das Ergebnis, wenn man ausschließlich die zeitlichen Verhältnisse der Bewegungen berücksichtigt.

Wir wählen also eine Darstellungsweise, die *nur die Zeitverhältnisse* der Schritte zum Ausdruck bringt: 4 Zeilen, von denen die beiden oberen rechtes und linkes Vorderbein, die beiden unteren rechtes und linkes Hinterbein bezeichnen, werden durch senkrechte Striche in eine Anzahl gleicher Abschnitte geteilt, die aufeinanderfolgende gleiche Zeiträume bedeuten. Die Stützzeiten jedes Beines werden auf der ihm zugeordneten Zeile durch einen starken Strich, die Schwingzeiten durch die Lücken zwischen je zwei solchen Strichen angegeben.

Die Gangarten des Pferdes.

Unterscheidung von vier Gangarten.

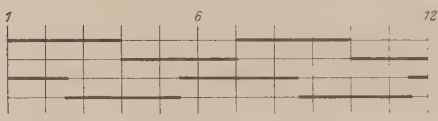
Die Bewegungsweise des Pferdes ist seit unvordenklicher Zeit von den Reitern in aller Herren Ländern aufs sorgfältigste beobachtet worden. Man hat eine Anzahl Gangarten unterschieden und zum Teil mit besonderen Wörtern bezeichnet. Im allgemeinen werden vier solche Gangarten angenommen, die am einfachsten nach der Reihenfolge zu beschreiben sind, in der sich die Beine bewegen:



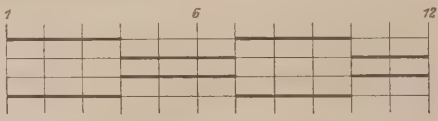
Zeitbild 1. Dies „Zeitbild" stellt ausschließlich die zeitliche Folge der Fußbewegungen dar. Die senkrechten Linien von 1 12 grenzen aufeinanderfolgende gleiche Zeiträume ab. Die dicken, schwarzen Linien auf den 4 Zeilen bezeichnen die Zeiträume, während deren die Füße auf dem Boden stehen, die Lücken dazwischen die Zeiträume, während deren die Füße über dem Boden nach vorn geschwungen werden. 1., 2., 3., 4. Zeile bedeuten rechter Vorderfuß, linker Vorderfuß, rechter Hinterfuß, linker Hinterfuß.

Zeitbild 1 ist ein Schema, das die Bewegung der Füße beim Paßgang veranschaulichen soll.

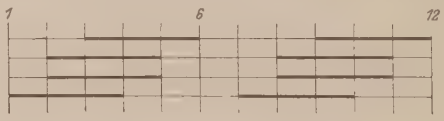
(Die Erläuterung gilt auch für die Zeitbilder 2—42.)



Zeitbild 2. Schema der Fußfolge beim Schritt.



Zeitbild 3. Schema der Fußfolge beim Trab.



Zeitbild 4. Schema der Fußfolge beim Galopp.

1. Beim Paß bewegen sich die gleichseitigen Gliedmaßen zugleich, beide Seiten wechseln regelmäßig miteinander ab.

2. Beim Schritt wechseln beide Vorderbeine und beide Hinterbeine gleichmäßig miteinander ab, und jedes Hinterbein ist dem gleichseitigen Vorderbein immer um eine halbe Schrittdauer voraus.

3. Beim Trab bewegen sich die diagonalen Beinpaare gleichzeitig und wechseln regelmäßig miteinander ab.

4. Beim Galopp bewegt sich zuerst ein Hinterbein, dann das andere und das Vorderbein der Gegenseite, dann das andere Vorderbein.

Die drei ersten dieser Gangarten lassen sich anschaulich machen, indem man sich die beiden Vorderbeine und die beiden Hinterbeine als die Beine zweier hintereinander gehender Menschen vorstellt. Beim Paß halten diese beiden Menschen Tritt, beim Trab sind sie in entgegengesetztem Tritt, beim Schritt muß der Hintermann eine halbe Schrittdauer vor dem Vordermann antreten, und beide müssen dann genau in ihrem Takte weitergehen. Der Galopp unterscheidet sich, wie man sieht, von den anderen Gangarten dadurch, daß die Bewegung der beiden Körperhälften nicht abwechselnd dieselbe, sondern ungleich ist. Daher sind auch zwei Arten Galopp als Rechtsgalopp und Linksgalopp zu unterscheiden.

Betreffend die Unterscheidung bestimmter Gangarten ist zu beachten, daß mit den vier genannten *die Möglichkeiten der Verwendung von vier Beinen zur Ortsbewegung keineswegs erschöpft sind.* Tatsächlich kommen bei manchen Vierfüßern noch andere Gangarten vor. Ganz allgemein wird aber angenommen, daß dem Pferde eben nur diese vier Gangarten eigen seien.

Weiter ist zu bemerken, daß diese vier Gangarten nicht gleichwertig nebeneinander bestehen. Der Paß kommt nur manchen Pferden zu und kann bei ihnen alle anderen Gangarten ausschließen. Der Schritt wird immer nur mäßig schnell, als ein Gehen, ausgeführt, während Trab und Galopp Laufarten sind.

In den Lehrbüchern werden die einzelnen Gangarten etwa in der Form, wie es oben geschehen ist, als vier ganz bestimmte scharf gegeneinander abgegrenzte Bewegungsformen beschrieben. Die bloße Beobachtung mit Auge und Ohr, auf die sich diese Darstellung stützt, ist aber nachweislich unzureichend, so schnelle Bewegungen wie die laufender Pferde festzuhalten. Auch die Untersuchungen von Marey, der die Bewegungen durch Luftleitung auf eine Schreibtrommel übertrug, können nicht als einwandfrei betrachtet werden, weil sich bei diesem Verfahren mancherlei Fehler einschleichen können. Um die Frage zu entscheiden, ob die Ortsbewegung des Pferdes tatsächlich die vier bezeichneten Grundformen, und nur diese vier, zeige, ist unstreitig das *einzige zuverlässige Mittel* die *Augenblicksphotographie.*

Die Aufnahmen, die in Muybridges großem Bilderwerk enthalten sind, sind zwar schon vor langer Zeit gemacht und nicht so vollkommen, wie man sie heute machen könnte, aber sie lassen die Unterschiede der Gangarten ganz genau erkennen, und es ist nicht anzunehmen, daß die Pferde sich vor vierzig Jahren anders bewegt hätten als jetzt. *An Reichhaltigkeit übertreffen die 94 Bilderreihen von* Muybridge *sogar bei weitem alle anderweit beigebrachten Beobachtungen.* Indem ich im nachfolgenden auf die Reihenbilder Muybridges mich stütze, glaube ich eine viel sicherere Unterlage gefunden zu haben als irgendeinem anderen Untersucher, Marey nicht ausgenommen, zur Verfügung gestanden hat. Dabei ist es ganz gleichgültig, daß ich die Pferde, die vor vierzig Jahren in San Franzisko gelaufen sind, selbst nicht gesehen habe, denn Augenblicksbilderreihen sind ein von Ort und Zeit unabhängiges untrügliches Zeugnis vom tatsächlichen Ablauf der Bewegungen.

Vom Paßgang.

Die Bewegungsform.

Bei der Besprechung der Gangarten gaben wir dem Paßgang als der einfachsten und übersichtlichsten die erste Stelle.

Der Paßgang, Paß, Zeltgang oder Zelt ist dadurch gekennzeichnet, daß die gleichseitigen Beinpaare gleichzeitig bewegt werden und miteinander regelmäßig abwechseln. Die vier Beine des Pferdes bewegen sich also dabei so wie

die Beine zweier im Gleichschritt hintereinander gehender Menschen. Es ist eine Besonderheit des Paßganges, daß die Geschwindigkeit vom langsamsten Gehen bis zum schnellsten Laufen gesteigert werden kann, ohne daß sich die Bewegungsform wesentlich ändert. Die Speichenwirkung der Beine tritt hier gegenüber der Stemmwirkung besonders deutlich zutage. Da der Körper immer abwechselnd von den Beinen der einen Seite unterstützt wird, schwankt er bei jedem Doppelschritt hin und her. Die Schwankungen erreichen den größten Ausschlag nach jeder Seite in dem Zeitpunkt, in dem die beiden Beine der betreffenden Seite in der Mitte der Stützzeit sind. Die Schwankungen werden dadurch gemildert, daß die Füße sehr nah an der Mittellinie niedergesetzt werden. Bei langsamem Paß kommt das Hinterbein jeder Seite etwas vor der Stelle auf die Erde, auf der das Vorderbein gestanden hat. Die Schrittlänge ist also etwas größer als die Entfernung, in der Hinter- und Vorderfuß derselben Seite aufgesetzt werden. Bei schnellerem Paß wird die Schrittlänge immer größer, so daß die Abdrücke der beiden Hufe einer Seite von denen der andern Seite durch einen weiten Abstand getrennt sein können.

Zeitverhältnisse und Spuren.

Was die Zeitverhältnisse betrifft, so bewegen sich die gleichseitigen Beine in Wirklichkeit nicht immer genau gleichzeitig. Wenn aber die Abweichungen gering sind und sich nicht regelmäßig wiederholen, ist die Gangart doch als reiner Paß anzusprechen. Die gleichseitigen Beinpaare wechseln regelmäßig miteinander ab, und das Verhältnis der Stützzeit zur Schwingzeit ist mitbestimmend für die Geschwindigkeit der Fortbewegung. Diese könnte beliebig langsam sein, wenn die Beine der einen Seite den Körper beliebig lange unterstützt erhielten, während die Beine der andern Seiten beliebig langsam nach vorn bewegt würden. Dem ist aber eine Grenze gesetzt, weil die einseitige Stützung unvollkommen ist. Immerhin dauert die Stützzeit bei langsamem Paß länger als die Schwingzeit. Bei beschleunigtem Paß werden Stützzeit und Schwingzeit gleich, und die Stützzeit kann sogar kürzer werden als die Schwingzeit, so daß sich jedes Beinpaar schon hebt, ehe das andere zu Boden gekommen ist und der Körper zwischen je zwei Schritten eine Zeitlang in der Luft schwebt. Auf diese Weise kann der Paß zu einem Rennlauf werden, der aus weiten Sprüngen von einem Paar gleichseitiger Beine auf das andere besteht. Born und Müller[1] geben zwar an, der Paß fördere nicht so schnell wie der Trab, aber Muybridge bringt Bilder von Paßgängern bei Geschwindigkeiten von bis zu 10 m.[2]

Bei langsamem Paßgang kommt das Hinterbein jeder Seite etwas weiter vorn auf die Erde, als das Vorderbein gestanden hat. Die Spur weist also für jeden Doppelschritt vier getrennte Abdrücke der vier Hufe auf, nämlich die der Vorderbeine, jedes auf seiner Seite, um eine halbe Schrittlänge hintereinander, und die der Hinterbeine ein Stück vor denen der Vorderbeine. Bei schnellem Paßlauf kann, wie oben schon angegeben, die Schrittlänge so groß werden, daß die Spuren ganz andere Stellungen zueinander einnehmen. Da die gleichseitigen Hufe gleichzeitig auf den Boden kommen, hört man vom Lauf des Paßgängers immer nur zwei Schläge in regelmäßiger Folge.

Bestätigung durch Meßbilder.

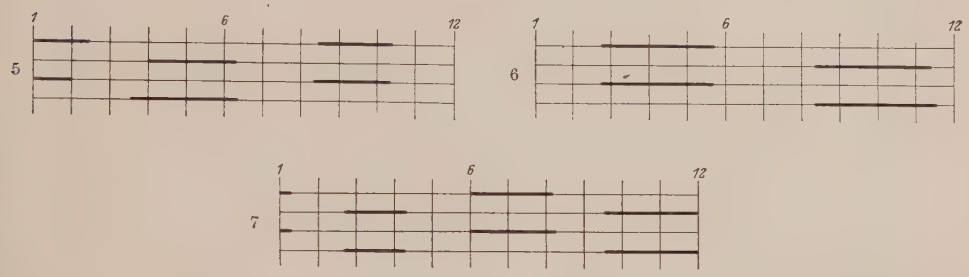
Muybridge gibt vom reinen Paß fünf Reihenaufnahmen, leider alle von ein und demselben Pferde. In drei der Aufnahmen, 591 bis 593, sieht man das Pferd

[1] Born u. Müller: Handb. d. Pferdekunde, S. 240. Berlin 1890.

[2] Vgl. auch A. v. Le Coq: Auf Hellas Spuren in Turkestan, S. 78. Leipzig 1926. „Paßgänger, mit deren Paß andere Pferde nur im Galopp mitkamen."

unter dem Reiter, in den zwei andern, 594 bis 595, vor einem Rennwagen. Die Geschwindigkeiten betragen 5,7, 8,4, 9,1 m und etwa 7 und etwa 10 m. Aus diesen Aufnahmen geht vor allem hervor, daß die Fußfolge sehr genau innegehalten wird. Unter je fünf Stützzeiten ist etwa einmal eine um ein Zehntel, also noch nicht zwei hundertstel Sekunde, zu lang oder zu kurz. Dies ist auch beim Rennlauf mit 10 m Geschwindigkeit nicht anders.

Auf der Aufnahme 591 ist zu ersehen, daß die Stützzeit 0,143 Sekunde, die Schwingzeit 0,117 Sekunde dauert. Das Pferd schwebt also während 45% der Zeit frei in der Luft. Zwischen Hufschlag und Hufschlag desselben Beines liegt eine Strecke von über 4 m.



Zeitbilder 5, 6, 7. Paßgang. (Aufnahmen 593, 591, 594 von MUYBRIDGE.) In Zeitbild 5 ist der Zeitraum zwischen je zwei Senkrechten = 0,059 Sekunden, die Geschwindigkeit des Laufes betrug etwa 5,1 m. In Zeitbild 6 ist der Zeitwert eines Zwischenraumes = 0,048 Sekunden, die Laufgeschwindigkeit 9,1 m, in Zeitbild 7 wurde das Pferd nicht geritten, sondern lief vor dem Rennwagen, der Zeitabstand je zweier Striche ist = 0,014 Sekunden, die Laufgeschwindigkeit etwa 10 m.

Vom Schritt.

Die Bewegungsform.

Vom „Schritt" des Pferdes ist oben kurz angegeben worden, daß dabei die Füße einander so folgen, daß das Hinterbein dem Vorderbein derselben Seite immer um einen halben Schritt voraus ist, und daß die Vorderbeine und Hinterbeine miteinander genau abwechseln. Vorderhand und Hinterhand bewegen sich also wie die Beine zweier hintereinander gehender Menschen, die aber nicht im Tritt gehen, sondern so, wie wenn der Hintermann einen halben Schritt zu früh angetreten wäre. Diese Beschreibung läßt zu, daß der Schritt verschiedene Formen annimmt, je nachdem die Zeit, während der ein Fuß auf dem Boden steht, gleich oder größer ist als die, während der er vorwärts bewegt wird. Die dritte Möglichkeit, daß nämlich die Stützzeit kürzer wäre als die Schwingzeit, ist ausgeschlossen, weil dabei der Fall eintreten würde, daß von den vier Beinen nur eines auf dem Boden stünde. Dabei wäre der Körper nicht ausreichend unterstützt, so daß dieser Fall nur bei einer sprungartigen Bewegung, bei einer Art Lauf, eintreten könnte. Zu den Kennzeichen des Schrittes gehört aber, daß er als Gangbewegung ausgeführt wird. Ist Stützzeit und Schwingzeit gleich, so ist von jedem Fußpaar immer ein Fuß auf dem Boden, der Körper ist also immer von zwei Beinen unterstützt. Bei langsamerem Schritt, insbesondere auch beim Ziehen schwerer Lasten, ist die Stützzeit erheblich größer als die Schwingzeit, und der Körper kann dauernd von drei Beinen unterstützt sein.

Demnach ist beim Schritt der Körper dauernd mindestens von zwei Beinen unterstützt, und zwar zu einer Zeit von den Beinen der einen Seite, darauf von einem Diagonalpaar, darauf von den Beinen der andern Seite, darauf wieder vom andern Diagonalpaar, und endlich wieder von dem Beinpaar der ersten Seite. Bei dieser Stützung braucht das Körpergewicht nicht so gewaltsam wie

beim Paßgang abwechselnd nach beiden Seiten hin und her verlegt zu werden, sondern indem sich zwischen die einseitigen Stützungen jedesmal eine diagonale Stützung einschiebt, wird der Körper allmählich auf die andere Seite hinübergetragen.

Zeitverhältnisse, Angehen und Spuren.

Ellenberger[1] nimmt als allgemeine Regel an, daß die Fußfolge beim Schritt nicht regelmäßig sei, sondern daß die Zeiträume mit diagonaler Stützung gegenüber denen mit einseitigen Stützung verlängert wären. Marey[2] sagt, es könne bald die einseitige, bald die diagonale Stützung länger dauern, und gibt eine mechanisch aufgenommene Kurve von dem ersteren Fall.

Colin macht folgende Zahlenangaben über den Schritt: Bei gewöhnlichem Gange legte ein Pferd von 155 cm Höhe und 110 cm Abstand von Hinterhand zu Vorderhand 272 m in 2 Minuten 21 Sekunden in 163 Schritten von 166 cm Länge zurück. Die Schrittdauer betrug dabei 0,86 Sekunden.

Die Schrittlänge im allgemeinen schwankt zwischen etwa 130 und 180 cm. Sie ist bei schnellem Gang größer als bei langsamem, und beträgt in der Regel etwa das Anderthalbfache des Abstandes von Hinterhand zu Vorderhand. Nach Marey ist sie gleich der Höhe des Pferdes am Widerrist.

Beim Angehen aus dem Stand wird erst ein Vorderbein vorgesetzt, dann folgt das Hinterbein der Gegenseite, und wenn dies seinen Schritt halb ausgeführt hat, das Vorderbein derselben Seite, womit dann die regelmäßige Fußfolge des Schrittes eröffnet ist.

Die Hinterhufe treten in der Regel gerade an die Stelle, die die Vorderhufe eben verlassen haben. Die Spur besteht demnach aus einer rechten und einer linken Reihe von Doppelabdrücken, die voneinander um eine ganze und von denen der andern Reihe um eine halbe Schrittlänge entfernt sind.

Die Schrittbewegung ist oft von Nicken des Kopfes begleitet, von dem Ellenberger[3] angibt, es falle stets mit dem Niedersetzen eines Vorderfußes zusammen. Wie das zu verstehen ist, ist nicht ganz klar, denn das Nicken besteht aus Heben und Senken des Kopfes, nimmt also einen gewissen Zeitraum ein, während das Niedersetzen des Fußes einen einzigen Augenblick bezeichnet. Wenn gemeint ist, daß der Kopf bei jedem Auftreten eines Vorderhufes seine höchste oder niedrigste Stellung erreiche, müßten seine Schwingungen sehr schnell erfolgen. Auf den Augenblicksbilderreihen von Muybridge sind Bewegungen des Kopfes zu bemerken, deren Periode aber nicht mit dem Aufsetzen der Vorderfüße zusammentrifft.

Bestätigung durch Meßbilder.

Muybridge gibt vom Schritt 14 Bilderreihen (574 bis 588) von 12 verschiedenen Pferden. Von diesen sind 2 schwere belgische Arbeitspferde, 6 sind Reitpferde, darunter eine Vollblutstute, 4 gehen vor dem Rennwagen. Der eine Belgier (574) geht ganz frei, die Reitpferde werden teils mit, teils ohne Sattel, das eine mit Damensattel, geritten. Die Geschwindigkeit ist von 0,85 bis 2,5 m abgestuft.

Von diesen Aufnahmen entsprechen 10 mit großer Annäherung, davon 4 recht genau, der oben angegebenen Regel für die Fußfolge beim Schritt. Die übrigen zeigen Abweichungen, indem die Hinterbeine dem Vorderbein derselben Seite um mehr oder um weniger als einen halben Schritt voraus sind. Es handelt sich auch dabei aber nicht um abweichende Gangart, sondern nur um Unregelmäßigkeiten, denn dasselbe Tier setzt einmal das Hinterbein zu früh, das andere

[1] Ellenberger: Vergl. Physiol. d. Haussäugetiere, S. 229 (1892). S. auch Ellenberger u. Scheunert, S. 551 (1910), wo es nur noch heißt, die Zeiträume seien „etwas verschieden".

[2] Marey, E. J.: La machine animale, S. 168. Paris 1873.

[3] Ellenberger: Vergl. Physiol. d. Haussäugetiere, S. 229 (1892).

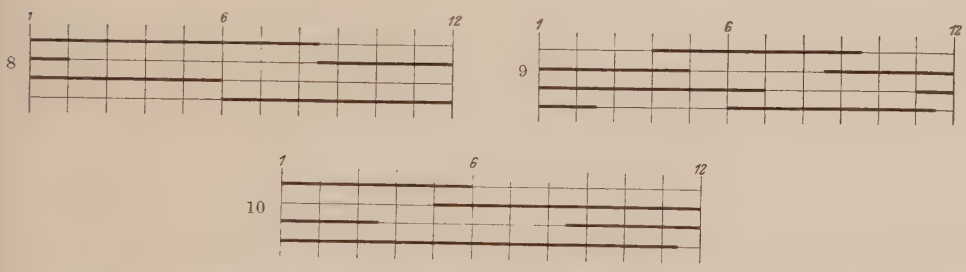
Mal zu spät. Nur 2 Aufnahmen sind mit der Regel unvereinbar und nähern sich mehr der Bewegungsform, die beim Trab gefunden wird.

Auch die Reihenaufnahme von ANSCHÜTZ, die ich in Wintersteins Handbuch wiedergegeben habe, entspricht sehr gut der Regel. Im ganzen bestätigen also die Reihenbilder, daß die oben gegebene Beschreibung der Schrittbewegung tatsächlich die natürliche Bewegungsweise des Pferdes angibt. Sie geben ferner eine eindeutige Antwort auf die von einigen Autoren offen gelassene Frage, ob beim Schritt Perioden vorkommen, während deren drei von den Füßen gleichzeitig auf dem Boden stehen. Während dies nur von schwer ziehenden Pferden allgemein angenommen wird, lehren die Bilder von MUYBRIDGE, daß bei allen Pferden, auch bei denen, die schnellen Schritt gehen, solche Perioden vorhanden sind. Sie können zwar auf einen kleinen Bruchteil (ein Vierundzwanzigstel) der Dauer eines Doppelschrittes eingeschränkt sein, durchschnittlich aber betragen sie ein Zwölftel dieser Zeit, und *in keinem Falle fehlen sie ganz.*

ELLENBERGERS Angabe, die diagonale Stützung währe in der Regel länger als die einseitige, läßt sich aus MUYBRIDGES Aufnahmen nicht bestätigen: In 6 Aufnahmen sind die Zeiten gleich, in 4 währt die diagonale Stützung länger und in 4 kürzer als die einseitige Stützung.

Von den Pferden, deren Schrittfolge sich der des Trabes nähert, ist das eine (574) ein belgisches Arbeitspferd, das frei ohne Reiter geht, das andere (584) ein Pferd gewöhnlichen Schlages vor dem Rennwagen.

Nickbewegungen des Kopfes sind in den meisten Aufnahmen zu erkennen. In 3 unter 11 Bilderreihen fällt die größte Erhebung des Kopfes mit dem Aufsetzen eines Vorderfußes zusammen, in 3 anderen kommt sie etwas später, und in 5 Fällen scheint keine Beziehung zwischen den Bewegungen des Kopfes und der Fußfolge zu bestehen. Die Kopfbewegungen erreichen in einigen Fällen mehr als 15 cm, meistens aber nur wenige Zentimeter.



Zeitbilder. 8, 9, 10. Schritt. (Aufnahmen 585, 579, 588 von MUYBRIDGE.) In 8 (Rennwagen) Zeitabstand zwischen den Senkrechten = 0,062 Sekunden, Laufgeschwindigkeit etwa 1,25 m. 9: geritten, Zeitabstände = 0,126, Geschwindigkeit 1,5 m. 10 (Rennwagen) Zeitabstände 0,0032 Sekunden, $v = 3{,}4$ m.

Vom Trab.

Bewegungsform, Zeitverhältnisse und Spur.

Der Trab ist dadurch gekennzeichnet, daß dabei die diagonal gestellten Beinpaare gleichzeitig tätig sind und einander regelmäßig ablösen.

Die Bewegung der Beine kann also verglichen werden mit der der Beine zweier hintereinander hergehender Menschen, die in entgegengesetztem Takt marschieren.

Im allgemeinen wird unter Trab immer eine Art Lauf verstanden, bei der die Füße kürzere Zeit auf dem Boden stehen, als sie zum Vorschwingen gebrauchen. Das bedingt, daß bei jedem Schritt der Körper eine Zeitlang frei in der Luft schweben muß.

Beim Traben ist der Körper abwechselnd von den beiden diagonalen Beinpaaren unterstützt. Dies dürfte eine verhältnismäßig gleichförmige Bewegung des Rumpfes bedingen, bei der keine oder nur geringe seitliche Schwankungen auftreten. Was Ellenberger damit meint, daß er (S. 232) von starken seitlichen Verschiebungen des Körpers spricht, ist nicht klar. Dagegen müssen beim Trab im Gegensatz zum Paßgehen und Schritt größere Schwankungen in senkrechter Richtung eintreten, denn damit der Körper auch nur einen Augenblick frei schweben könne, muß ihm eine Geschwindigkeit nach oben erteilt werden, was notwendig Höhenschwankungen bedingt. Marey[1] ist in dieser Beziehung sowohl betreffend den Lauf des Menschen wie auch den des Pferdes in den Irrtum verfallen, daß er behauptet, das Schweben komme nur dadurch zustande, daß die Beine in Beugestellung angezogen würden. Dem ist entgegenzuhalten, daß, um in waagerechter Richtung zu schweben, der Körper notwendig eine der Fallbeschleunigung gleiche und entgegengesetzte Beschleunigung erfahren müßte, oder daß, wenn er sich während des Schwebens senkt, diese Senkung nach dem Aufsetzen der Füße durch Streckung der Beine ausgeglichen werden muß, was gleichbedeutend ist mit Höhenschwankungen des Schwerpunkts.

Bei schnellerem Traben wird, weil größere Strecken frei durchflogen werden, die Schrittlänge größer, und dies spricht sich in der Lage der Hufspuren aus. Der Huf des Hinterbeins tritt in der Regel nahezu in die Spur des Vorderhufes, so daß es auch vorkommen kann, daß der Vorderfuß vom Hinterfuß getroffen und beschädigt wird.

Die Strecke, die der Körper zurücklegen kann, während ein Beinpaar auf dem Boden steht, ist selbstverständlich durch die Länge der Beine eng begrenzt. Je schneller der Lauf, in desto kürzerer Zeit wird sie durchmessen. Dagegen kann die Zeit, während der der Körper schwebt, unverändert bleiben. Daher nimmt mit zunehmender Geschwindigkeit des Trabes die Stützzeit im Verhältnis zur Schwingzeit ab.

Bei schlankem Trabe ist sie nur halb so lang wie die Schwingzeit. Nach Colin legte ein Pferd von 155 cm Höhe und 112 cm Abstand zwischen Vorhand und Hinterhand im Stehen 272 m in 1 Min. 13 Sek. mit 101 Schritten von durchschnittlich 268 cm Länge zurück. Die Schrittdauer betrug also etwa 0,7 Sek. Die Schrittlänge kann nach Ellenberger bis etwa 3,5 m zunehmen.

Abarten des Trabes.

Born und Möller zählen fast ein Dutzend verschiedene Arten Trab auf, die allerdings nur zum Teil scharf zu unterscheiden sind. Als Merkmal dient dabei auch die Geschwindigkeit der Ortsbewegung, die an der Lage der Spuren zueinander erkannt werden kann. Bei dem „kurzen" Trab bleibt die Spur des Hinterhufs hinter der des Vorderhufs, bei „schlichtem" Trab oder „Mitteltrab" fallen beide Spuren zusammen, bei „langem" Trab, „schlankem" Trab, „fliegendem" Trab, „schwimmendem" Trab greift das Hinterbein über die Spur des Vorderfußes hinaus. Noch andere Arten Trab werden nach der Haltung des Pferdes oder gar, wie es scheint, mehr nach den Empfindungen des Reiters als nach objektiven Merkmalen unterschieden. So „Schenkeltrab" und „Rückentrab", „stechender Trab", „Trab mit hoher Aktion".

Marey spricht von Unregelmäßigkeiten des Trabes unter der Bezeichnung „Trot decousu", sagt aber selbst, daß diese oft nur vorübergehend seien, indem dasselbe Pferd zu anderer Zeit ganz regelmäßig trabe. Im allgemeinen nimmt er aber an, daß das Hinterbein, statt mit dem Vorderbein der Gegenseite ganz genau gleichzeitig zu arbeiten, etwas später auf den Boden komme.

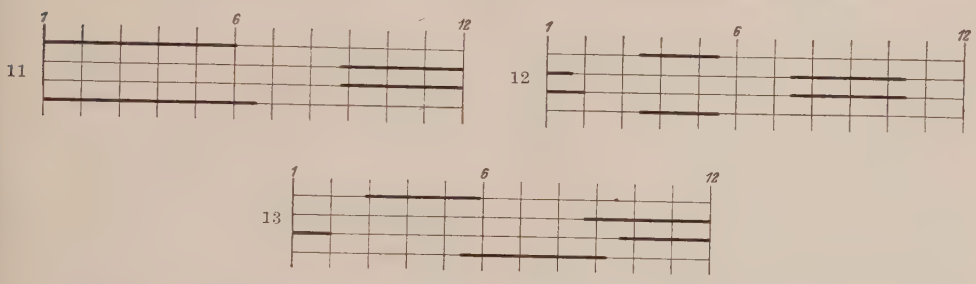
[1] Marey, E. J.: La machine animale, S. 135. Paris 1873.

Bezeichnend ist, daß von der Zahl der hörbaren Hufschläge kein Beobachter spricht, offenbar weil beim Trabe immer nur zwei Schläge, nämlich die der beiden gleichzeitig arbeitenden Diagonalpaare gehört werden. Die vorkommenden Abweichungen sind zu gering, um dem Hörenden bemerkbar zu sein.

Bestätigung durch Meßbilder.

Muybridge gibt 1 Reihenbild von einem ganz frei trabenden Pferde, 7 von 6 Pferden, die unter dem Reiter, und 8 von 6 Pferden, die vor dem Rennwagen Trab gehen.

Born und Möller unterscheiden als besondere Abart des Trabes „Freudentrab", den Trab des frei laufenden Pferdes. Es wäre wunderbar, wenn, ganz abgesehen von anderen Einwirkungen des Reiters, nicht schon die Belastung allein einen gewissen Einfluß auf die Gangart hätte, aber es ist doch fraglich, ob der Unterschied groß genug ist, um nachweisbar zu sein. Das freie Pferd bei Muybridge (596) läuft mit einer Geschwindigkeit von etwa 5 m und bewegt die Füße genau nach der Regel, nur daß das linke Hinterbein um 0,02 Sekunden später vom Boden gehoben wird als das gegenseitige Vorderbein.



Zeitbilder 11, 12, 13. Trab. Aufnahmen von Muybridge 596, 611, 609. Zeitabstände der Senkrechten 0,045, 0,052, 0,040 Sekunden. Laufgeschwindigkeit 5, 8,25, 10 m. 8 ist von einem belgischen Pferd, freilaufend.

In 5 von den 7 Aufnahmen im Trab gerittener Pferde ist die Fußfolge ebenso genau der Regel entsprechend wie bei dem frei laufenden Pferde. Eine Aufnahme (598) zeigt die Unregelmäßigkeit, daß ein Hinterbein erheblich kürzere Zeit auf dem Boden bleibt als das gegenseitige Vorderbein. Ein schweres belgisches Pferd, das zweimal aufgenommen (599, 600) ist, hebt jedes Beinpaar erst, nachdem das andere niedergesetzt worden ist, so daß zwischen je zwei Schritten ein Zeitraum ist, währenddessen alle 4 Füße auf dem Boden stehen. Hier hat also der Trab die Eigenschaft des Gehens im Gegensatz zum Laufen, ist also nach der oben angenommenen gebräuchlichen Begriffsbestimmung eigentlich nicht als Trab anzusehen. Von dieser Gangart wird später zu sprechen sein (S. 258).

Die vor dem Rennwagen trabenden Pferde verhalten sich ebenso wie die Reitpferde: Von den 8 Aufnahmen haben 5 fast vollkommen regelmäßige Fußfolge. Nur bei 603 kommen die Hinterbeine etwas zu spät. Bei einer Aufnahme (609) zeigt ein Pferd, das bei 6,5 m Geschwindigkeit (607) nur wenig von der Regel abweicht, bei 10 m einen so großen Zeitunterschied zwischen rechtem Vorderbein und linkem Hinterbein, daß das Hinterbein erst ganz kurze Zeit vor dem Abstoßen des Vorderbeins zur Erde kommt. Aus der Aufnahme läßt sich leider nicht entscheiden, ob sich diese Unregelmäßigkeit dauernd wiederholt oder vielleicht nur bei diesem einen Schritte eingetreten ist.

Im ganzen lehren die Muybridgeschen Reihenbilder, daß der Trab eine ganz bestimmte, verhältnismäßig genau eingehaltene Fußfolge zeigt. Abwei-

chungen und Unregelmäßigkeiten sind seltener als bei den anderen Gangarten. Mareys Ansicht, die Hinterbeine würden im allgemeinen später als die Vorderbeine bewegt, läßt sich nicht bestätigen. Auch von den von Ellenberger erwähnten starken seitlichen Schwankungen habe ich in den Aufnahmen, die Vorder- oder Rückenansicht geben, nichts wahrnehmen können.

Vom Galopp.

Verschiedene Formen, Zeitverhältnisse und Spur.

Als vierte Hauptgangart des Pferdes wird der Galopp genannt, wobei aber mehrere verschiedene Gangarten zusammengefaßt werden. Der Galopp unterscheidet sich von den vorher besprochenen Gangarten dadurch, daß dabei die Körperhälften nicht abwechselnd dieselben Bewegungen ausführen, sondern verschiedene. Der Galopp wird nur als Lauf, das heißt so ausgeführt, daß dabei der Körper zeitweilig ganz frei über dem Boden schwebt. Die Reihenfolge, in der die 4 Beine beim Galopp tätig sind, ist folgende: Aus dem Schweben kommt zuerst das eine Hinterbein auf die Erde, dann das andere Hinterbein und zugleich das Vorderbein der Gegenseite, zuletzt das gleichseitige Vorderbein. In derselben Reihenfolge werden die Beine vom Boden wieder abgehoben. Wenn das Pferd aus dem Stand in Galopp übergeht, ist die Bewegung beim ersten Schritt anders als im weiteren Verlauf des Galoppierens. Im folgenden soll zunächst ausschließlich von den Bewegungen die Rede sein, die im vollen Laufe gemacht werden. Das „Angaloppieren" soll dann erst weiter unten besprochen werden (S. 258).

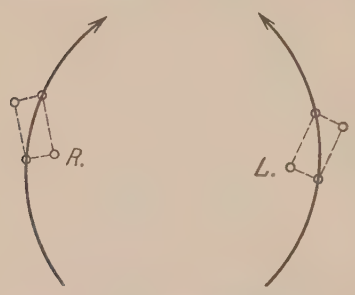
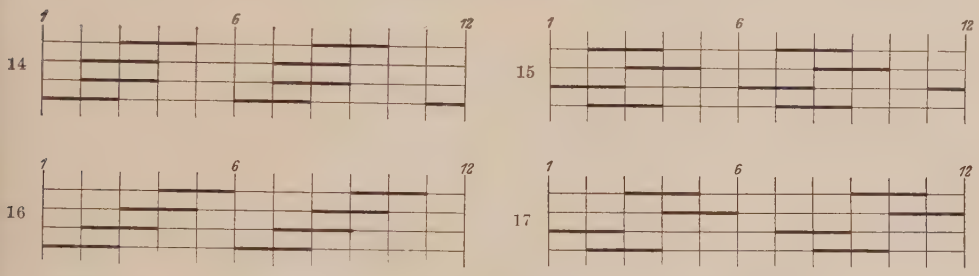


Abb. 113. Zur Veranschaulichung der Stellung des Pferdes zur Laufrichtung beim Galoppieren im Kreise. Die Laufrichtung ist durch die Pfeile bezeichnet. Beim Kreislauf rechts herum, *R*, geht das Pferd Rechtsgalopp. Die rechte Schulter steht voran, die Hinterhand ist nach rechts verschoben, rechter Vorderfuß und linker Hinterfuß stehen in der Laufrichtung. Linker Vorderfuß und rechter Hinterfuß sind gleichzeitig tätig. Der Kreislauf links herum, *L*, ist das Spiegelbild von *R*.

Aus der angeführten Fußfolge beim Galopp ergibt sich, daß zwei Arten von Galopp zu unterscheiden sind, je nachdem das eine oder das andere Diagonalpaar gleichzeitig tätig ist. In dem einen Falle kommt das linke, in dem andern das rechte Hinterbein zuerst auf den Boden und hebt sich auch zuerst wieder, während das entgegengesetzte Vorderbein zuletzt auf den Boden kommt und sich auch zuletzt wieder hebt. Diese beiden Arten Galopp werden als Rechtsgalopp und Linksgalopp bezeichnet. Beim Rechtsgalopp stößt das linke Hinterbein zuerst ab, darauf das rechte Hinterbein und linke Vorderbein, zuletzt das rechte Vorderbein. Beim Linksgalopp werden die Beine in der Reihenfolge gehoben: rechtes Hinterbein, linkes Hinterbein und rechtes Vorderbein, endlich linkes Vorderbein. Die Bezeichnung Rechts- und Linksgalopp bezieht sich darauf, daß das Pferd, wenn es im Kreise rechtsherum galoppiert, Rechtsgalopp zu gehen pflegt, linksherum Linksgalopp. (Vgl. Abb. 113.) Dabei stellt es sich schräg zur Laufrichtung ein, in der Weise, daß der Kopf nach außen, aus dem Kreise hinaus, die Hinterhand nach innen, in den Kreis hinein, gewendet ist. Beim Rechtsgalopp stehen daher annähernd rechter Vorderfuß und linker Hinterfuß auf der Kreislinie. Dieselbe Schrägstellung nimmt der Körper auch beim Galoppieren in gerader Richtung an: bei Rechtsgalopp ist die rechte Schulter vorgenommen, die linke zurück, die Hinterhand ist bei Rechtsgalopp nach rechts, bei Linksgalopp nach links verschoben.

Abgesehen von Rechts- und Linksgalopp unterscheidet man noch andere Arten Galopp, bei denen die Fußfolge von der oben als eigentliche Form des Galopps angegebenen abweicht.

Bei dem eigentlichen Galopp, der deswegen auch als Dreitaktgalopp bezeichnet werden kann, werden 3 Hufschläge hörbar: beim Aufschlagen des einen Hinterbeines, des Diagonalpaares und des einen Vorderbeines. Wenn aber das diagonale Beinpaar nicht genau gleichzeitig arbeitet, werden 4 Hufschläge hörbar. Dies nennt man Viertaktgalopp. Die Engländer haben für diese beiden Arten Galopp, die tatsächlich zwei verschiedene Gangarten sind, zwei ganz verschiedene Wörter, indem sie den eigentlich regelrechten Galopp als „Canter" bezeichnen, und das Wort „Gallop" nur für den Viertaktgalopp gebrauchen. Dies ist aus dem Verzeichnis der Aufnahmen von Muybridge deutlich zu ersehen, da unter Canter die Aufnahmen vom eigentlichen Galopp mit 3 Schlägen: Hinterfuß, Diagonalpaar, Vorderfuß, und unter „Gallop" die Aufnahmen vom Viertaktgalopp eingeordnet sind[1]. Mit dieser Unterscheidung scheint nach dem Sprachgebrauch die Vorstellung verbunden zu sein, daß „Canter" eine langsamere Gangart sei als „Gallop". Dies trifft sicherlich nicht ausnahmslos zu.



Zeitbilder 14, 15, 16, 17. 14 und 15 sind Schemata von Rechts- und Linksgalopp, die infolge der Zeilenverteilung ganz verschieden aussehen. 16 und 17 sind Schemata vom Viertaktgalopp rechts und links.

Marey[2] führt noch eine Art des Galopps an, die er als äußerst schnell beschreibt. Es soll ein Viertaktgalopp sein, bei dem aber die Schläge der *beiden Hinterfüße* in einen Schlag verschmelzen. Von den 3 Schlägen, die so zustande kommen, soll demnach der erste von beiden Hinterfüßen, der zweite von dem einen Vorderbein und der dritte von dem anderen Vorderbein herrühren. Daraus folgt, daß bei dieser Art von Galopp von gleichzeitiger Arbeit eines Diagonalpaares keine Rede sein kann. Vielmehr ist der Zeitraum, der das Aufschlagen des einen Hinterbeins von dem Aufschlagen des anderen trennt, sehr kurz, dagegen die Zeit, die verstreicht, bis nach dem zweiten Hinterbein das Vorderbein der Gegenseite auf die Erde kommt, sehr lang, und ferner die Zeit, während der der Körper frei schwebt, sehr kurz. Dies paßt schlecht zu der Angabe, daß es sich um eine sehr schnelle Gangart handeln soll. Das von Marey gegebene Schema ist aber noch rätselhafter durch den Umstand, daß der Zeitraum des Schwebens zwischen den Absprung der Hinterfüße vom Boden und das Aufschlagen der Vorderfüße fällt. Zuerst das linke, dann das rechte Hinterbein kommen auf die Erde, während das rechte Vorderbein noch steht, und verlassen den Boden kurze Zeit, nachdem es sich gehoben hat. Dann schwebt der Körper frei, und nun kommt erst der linke, dann der rechte Vorderfuß auf die Erde. Bald nach dem Aufschlagen des rechten Vorderfußes kommen rechter und linker Hinterfuß unmittelbar nacheinander auf den Boden, so daß einen Augenblick alle 4 Füße stehen. Dann heben sich erst die Vorderfüße und unmittelbar darauf die Hinterfüße in der Reihenfolge, in der sie niedergekommen sind. Das alles stellt einen Galopp dar, bei dem von den Hinterfüßen auf die Vorderfüße gesprungen wird, wie es die älteren Untersucher angenommen haben. Auf Augenblicksbildern hat man diese Bewegungsform nicht nachweisen können. Marey hat seine Beobachtung mit Hilfe von Luftübertragung gemacht, und es scheint, daß ihm hier ein Fehler

[1] Owen (Comp. Anat. and Physiol. of Vertebrates **3**, 68. London 1868) gibt allerdings hiervon das Gegenteil an und behauptet, der Viertaktgalopp sei für schnellen Lauf ungeeignet.

[2] Marey: La machine animale, S. 178, Fig. 63. Paris 1873.

unterlaufen ist, zumal er gerade an dieser Stelle darüber klagt, daß ihm nicht Pferde genug für gründlichere Untersuchung zur Verfügung gestanden hätten[1].

Zu diesen Unterschieden in der Fußfolge treten nun noch Unterschiede im Verhältnis der Stütz- und Schwingzeit. Hierin unterscheidet sich der „kurze Galopp" vom „Mittelgalopp" und „gestrecktem Galopp oder Renngalopp". Beim kurzen Galopp ruhen die Füße beinahe ebensolange auf der Erde, wie sie zum Vorschwingen durch die Luft gebrauchen. Ein eigentlicher Galoppsprung, während dessen der Körper frei schwebt, kann dabei ganz fehlen, dagegen können Zeiträume eintreten, in denen alle 4 Füße auf dem Boden stehen. Beim Mittelgalopp schwebt der Körper während eines deutlich wahrnehmbaren Zeitraums frei. Höchstens 3 Füße berühren gleichzeitig den Boden. Beim Renngalopp ist die Zeit des Schwebens beträchtlich größer als die des Stützens. In diese Einteilung bringen Born und Möller andere Gesichtspunkte hinein, indem sie noch folgenden Abarten des Galopps unterscheiden: „Schenkelgalopp" und „Rückengalopp", „Schulgalopp", gewöhnlicher Galopp mit 3 Schlägen, Renngalopp oder Karriere mit 2 Schlägen. Die Unterscheidung nach der Zahl der hörbaren Hufschläge ist aber höchst unsicher, und es darf bezweifelt werden, ob ein Galopp mit 2 Schlägen überhaupt vorkommt. Die Annahme des Zweitaktgalopps dürfte sich von der veralteten Vorstellung her schreiben, daß das Pferd beim Renngalopp von den Hinterfüßen auf die Vorderfüße springe. Diese irrtümliche Vorstellung kommt davon her, daß das Auge diejenigen Stellungen der Beine am leichtesten auffaßt und festhält, in denen sie im Laufe der Bewegung am längsten verweilen. Diese Stellungen sind für die Vorderbeine die nach vorn und für die Hinterbeine die nach hinten ausgestreckte Lage. So entsteht für den Beobachter der Eindruck, als schwebe das Pferd beim Sprunge mit ausgestreckten Vorder- und Hinterbeinen durch die Luft, woraus sich dann die Vorstellung ergibt, daß es mit den Hinterbeinen vom Boden abgesprungen sei und auf die Vorderfüße herunterkommen werde. Das untrügliche Zeugnis der Augenblicksphotographie lehrt aber, daß die Vorder- und Hinterbeine zu keiner Zeit während des Galopps gleichzeitig ausgestreckt sind, und daß beim Galoppieren das Pferd immer mit den Hinterbeinen zuerst auf den Boden kommt.

Im Renngalopp legte nach Colin ein Pferd von 155 cm Höhe und 112 cm Abstand zwischen Vorder- und Hinterhand im Stehen 212 m in 22 Sekunden mit 54 Sprüngen von 500 cm zurück. Die Dauer jedes Sprunges betrug also etwa 0,4 Sekunden.

Bei der Mannigfaltigkeit von Formen, die der Galopp annehmen kann, zeigt auch die Spur sehr große Unterschiede. Beim kurzen Galopp liegt die Spur der Hinterhufe dicht vor der der Vorderhufe. Bei schnellstem Renngalopp sind die Abstände zwischen den Spuren der gleichseitigen Beine gleich. Ist der Abstand so groß, daß die Hinterhufe mitten zwischen je zwei Abdrücken der Vorderhufe ihre Spur eindrücken, so handelt es sich um Mittelgalopp[2].

Bestätigung durch Meßbilder.

Die Aufnahmen von Muybridge umfassen 9 Reihenbilder von 6 Pferden im Dreitaktgalopp (Canter) (615—623) und 12 Reihenbilder von 3 von denselben und 3 anderen Pferden im Viertaktgalopp (624—629). Sie zeigen deutlich, daß es sich um zwei ganz verschiedene Gangarten handelt.

Von den 9 Aufnahmen vom *Dreitaktgalopp* sind 6 Linksgalopp und 3 Rechtsgalopp. Die Geschwindigkeiten schwanken zwischen 4,5 und 7,5 m. Die Pferde

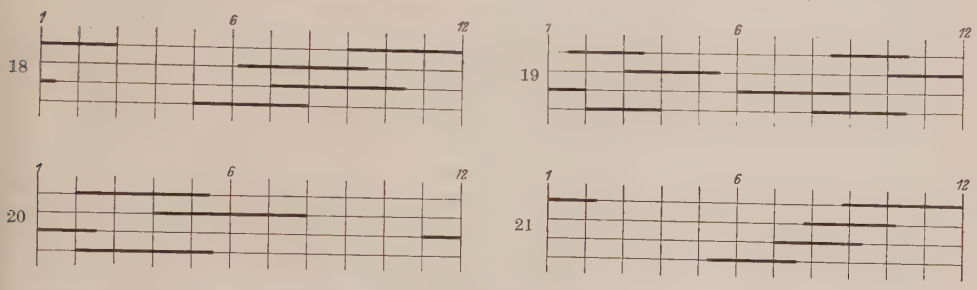
[1] Dasselbe unverständliche Schema ist auch in Mareys Beitrag „Locomotion" zum Traité de physique biol., S. 233, wiederum abgedruckt.

[2] Vgl. Born u. Müller: Hdb. d. Pferdekunde, 8. Aufl., 1921, S. 308 ff.

sind ein schweres belgisches Arbeitspferd, eine Vollbutstute und 4 Reitpferde mittleren Schlags. 3 Aufnahmen vom Linksgalopp und 2 vom Rechtsgalopp entsprechen der Regel, daß das diagonale Beinpaar gleichzeitig bewegt wird. In einem Falle (615) kommt das Hinterbein vor dem Vorderbein auf die Erde und hebt sich erst nach dem Vorderbein. In einem anderen Fall (617) und ebenso in einer Aufnahme von Rechtsgalopp (622) ist das Hinterbein etwas verspätet, in einem dritten Fall (623) so sehr, daß die Fußfolge der beim Paße sehr nahe kommt.

Die Pferde, die zu den 12 Aufnahmen vom Viertaktgalopp gedient haben, sind abermals die Vollblutstute, daneben ein Vollbluthengst, abermals das belgische Arbeitspferd, noch eines der Pferde, die auch im Dreitaktgalopp abgebildet sind, und noch 3 andere Pferde. Die Geschwindigkeiten schwanken zwischen 6 und 14 m.

Unter den 12 Aufnahmen ist eine (629), die gar keinen Viertaktgalopp darstellt, denn die diagonalen Beine, linkes Hinterbein und rechtes Vorderbein,



Zeitbilder 18, 19, 20, 21. Galopp. Aufnahmen von MUYBRIDGE 622, 619, 620, 627. Zeitabstände: 0,055, 0,014, 0,049, 0,040 Sekunden. Geschwindigkeiten 4,5, 5, 7,5, 14 m. 18 und 19 zeigen im Gegensatz zu den Schemata 14 und 15 gewisse Unregelmäßigkeiten. 18 ist Rechtsgalopp, 19 Linksgalopp. 20 und 21 sind Dreitakt-Linksgalopp und Viertakt-Rechtsgalopp von derselben Vollblutstute gelaufen.

sind gleichzeitig tätig. Dies ist die Aufnahme von dem belgischen Arbeitspferd, und man kann annehmen, daß es infolge seiner Schwerfälligkeit nicht imstande gewesen ist, den beabsichtigten Viertaktgalopp einzuschlagen. Von den übrigen 11 Aufnahmen sind 8 Rechtsgalopp und 3 Linksgalopp. In strengem Gegensatz zum Dreitaktgalopp kommt in keinem dieser 11 Fälle gleichzeitiges Aufschlagen des diagnonalen Beinpaares vor, sondern das Hinterbein kommt vor dem Vorderbein auf den Boden und hebt sich auch wieder (mit einer Ausnahme 634) vor dem Vorderbein. Beim Rechtsgalopp ist in der Regel der Zeitabstand zwischen den 4 Aufschlägen nicht sehr verschieden, der letzte Zeitraum, zwischen den Schlägen der beiden Vorderbeine, ist etwas länger als die beiden anderen, so daß etwa das Verhältnis 2 : 2 : 3 herauskommt.

Die Vollblutstute ist zweimal bei 5,5 und 7,5 m im Dreitaktgalopp, und zweimal bei 10 und 14 m im Viertaktgalopp aufgenommen. Die Aufnahmen derselben Gangart gleichen einander vollkommen, die beiden Gangarten sind aber hier bei demselben Pferde streng nach der Regel verschieden. Hier liegt also ein Beispiel davon vor, daß dasselbe Pferd bei mittlerer Geschwindigkeit Dreitaktgalopp, bei größerer Geschwindigkeit Viertaktgalopp läuft.

Beziehungen der Gangarten untereinander.

Übergang von einer Gangart zur anderen.

Nach dem, was im vorstehenden über die Gangarten gesagt ist, muß es als Tatsache angenommen werden, daß die Gangarten jede für sich als eigenartige Bewegungsform neben den andern, ohne Zwischenformen, bestehen. Das Bedürfnis

nach verschiedener Geschwindigkeit ist für die Wahl der Gangart nicht entscheidend, obgleich im allgemeinen Trab und Galopp *gelaufen*, Schritt *gegangen* wird. Alle Gangarten können aber durch Paß ersetzt werden, und schlanker Trab fördert schneller als kurzer Galopp. Ferner erschöpfen die in Wirklichkeit vorkommenden Gangarten nicht alle Möglichkeiten der Fortbewegung auf 4 Beinen. Es müssen also besondere Gründe da sein, daß gerade nur die beschriebenen 4 oder 5 Gangarten ausgebildet worden sind.

Was den Paßgang betrifft, so erscheint er vom Standpunkte der Mechanik so einfach, daß man immer von neuem versucht ist, ihn als die Urform der Ortsbewegung der Vierfüßer zu betrachten. Diese Ansicht ließe sich halten, wenn die Angaben über den Paßgang bei anderen Tieren rückhaltlos zu bestätigen wären. Das ist aber nicht der Fall. Einzelne Pferde sind freilich von Natur „unverbesserliche" Paßgänger, aber im allgemeinen müssen künstliche Mittel angewendet werden, um Pferden den Paßgang anzugewöhnen. Ohne die Frage nach der ursprünglichen Entstehung des Paßganges zu berühren, kann man aber bei der physiologisch-mechanischen Betrachtung der Gangarten den Paßgang zum Ausgangspunkt machen. Auch Marey stellt den Paß als die einfachste Bewegungsform an den Anfang seiner Darstellung. Die Aufgabe, von feststehenden Teilen des Körpers aus andere Teile des Körpers vorzuschieben, die weiter vorn einen neuen Stützpunkt bilden, von dem aus sich die Bewegung wiederholt, ist offenbar am einfachsten auf die Weise zu lösen, daß beide Körperhälften einander in der Bewegung ablösen. Dabei ergibt sich dann der nachteilige Umstand, daß der Körper bei jedem Schritt nach der ununterstützten Seite schwanken würde, wenn er nicht durch seitliche Muskelwirkung in der entgegengesetzten Richtung getrieben würde.

Übergang vom Paß zum Schritt.

Der Schritt wäre dann aus dem Paß dadurch abzuleiten, daß an Stelle der einseitigen Stützung eine vollkommenere Stützung gesetzt und dadurch die seitliche Schwankung vermindert wird. Dies geschieht, indem die Hinterbeine, statt wie beim Paß gleichzeitig mit den Vorderbeinen vorzuschreiten, früher als das Vorderbein vorschreiten. Marey[1] stellt denn auch eine Reihe von Gangarten zusammen, die vom Paß durch 3 Zwischenstufen zum Schritt überführt. Es ist aber einzuwenden, daß diese Gangarten von älteren Beobachtern beschrieben worden sind, denen noch kein zuverlässiges Hilfsmittel zu Gebote stand, um geringe Unterschiede in der Zeitfolge der Beinbewegungen festzustellen. Der Schritt ist, wie die Aufnahmen von Muybridge zeigen, überhaupt nicht so regelmäßig, daß man so feine Abstufungen wie die hier in Betracht kommenden mit Sicherheit unterscheiden könnte. Wenn die Unregelmäßigkeiten immer nur darin bestünden, daß das Hinterbein um weniger als eine halbe Schrittdauer vor dem Vorderbein vorausginge, könnte man allerdings annehmen, daß es sich um Übergangsformen zwischen Paß und Schritt handle, da es aber vorkommt, daß bei demselben Pferd ein Hinterbein um mehr, das andere um weniger als eine halbe Schrittdauer vor dem Vorderbein vorausgeht, ist diese Auffassung unhaltbar. Auch Mareys Angabe, daß ein Dromedar, dessen natürliche Gangart ein unreiner Paß war, wenn es angetrieben wurde, durch Schritt zu Galopp überging, beweist nichts. Ein Tier kann wohl aus einer Gangart in die andere übergehen, daraus folgt aber nicht, daß von diesen Gangarten eine aus der andern hervorgegangen sei. Viel eher wird man zu dem Schluß kommen, daß der von Marey vorgestellte Übergang vom Paß zum Schritt nur formale Bedeutung hat. Um sich von dem Unterschied zwischen Paß und Schritt eine lebendige Vorstellung

[1] Marey: La machine animale, S. 152. Paris 1873.

zu machen, ist MAREYS Darstellung nützlich, als Beschreibung eines Entwicklungsvorganges, der in der Natur tatsächlich verlaufen sein soll, ist sie nicht aufrechtzuhalten.

Statt dessen kann vielleicht folgende rein mechanische Betrachtung die anscheinend gekünstelte Fußfolge beim Schritt verständlich machen. Beim stehenden Pferde hat die Unterstützungsfläche die Gestalt eines länglichen Rechtecks (Abb. 114, $V_L V_R H_L H_R$) von etwa 20 cm Breite und 110 cm Länge. Das Lot vom Schwerpunkt (x der Abb. 114) des Pferdes fällt vor die Mitte dieses Rechtecks. Wird ein Vorderbein V_R gehoben, so wird die Unterstützungsfläche auf ein Dreieck $V_L H_R H_L$ eingeschränkt, das von der hinteren Seite $H_L H_R$, einer Langseite $V_L H_L$ und einer Diagonale $V_L H_R$ des Rechtsecks begrenzt wird. Das Lot von dem Schwerpunkte fällt also jetzt außerhalb der Unterstützungsfläche. Wenn aber vorher der Hinterfuß der betreffenden Seite H_R vorgesetzt worden ist (nach H_S), kann der Vorderfuß gehoben werden, ohne daß die Unterstützungsfläche vorn so schmal wird, daß der Schwerpunkt nicht mehr unterstützt ist. Nun hat zwar beim Schritt das Hinterbein zu der Zeit, wenn das Vorderbein gehoben wird, seinen Schritt noch nicht vollendet, aber es ist doch schon auf dem Wege, um die erforderliche Unterstützung zu geben, ehe die seitliche Schwankung allzu groß geworden ist. Etwas allgemeiner kann man diese Anschauung so fassen, daß man sagt: Die Hinterbeine, die weiter vom Schwerpunkt entfernt sind, sind weniger belastet und somit als Stützen entbehrlicher als die Vorderbeine, und daher leichter beweglich. Hier könnte eingewendet werden, daß das Pferd beim Angehen aus dem Stand zuerst ein Vorderbein hebt. Das ist mechanisch offenbar unzweckmäßig, dürfte aber darauf zurückzuführen sein, daß in den sehr häufigen Fällen, in denen es sich nur um sehr kleine Bewegungen handelt, wie z. B. beim Weidegang, das Vorsetzen eines Vorderbeines allein schon für den beabsichtigten Zweck hinreicht. Soll eine größere Strecke zurückgelegt werden, so folgen dann die Hinterbeine, wie es oben beschrieben ist.

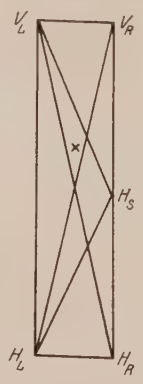


Abb. 114. $V_L V_R H_R H_L$ stellt das Fußviereck des stehenden Pferdes dar. Wird das Vorderbein V_R gehoben, so fällt das Lot vom Schwerpunkt(×) außerhalb der Unterstützungsfläche $V_L H_R H_L$. Ist aber der Hinterfuß H_R nach H_S vorgestellt, so liegt × innerhalb der Unterstützungsfläche $V_L H_S H_L$.

Übergang vom Schritt zum Trab.

In derselben Weise, wie MAREY den Schritt aus dem Paß hervorgehen läßt, indem das Hinterbein stufenweise immer etwas eher bewegt wird als das Vorderbein derselben Seite, leitet er auch den Trab aus dem Schritt ab, indem dieselbe zeitliche Verschiebung noch um eine halbe Schrittdauer vermehrt wird. Wie oben ist auch hier einzuwenden, daß die Beobachter, auf deren Angaben sich MAREY stützt, gar nicht imstande gewesen sein können, die Zeitfolge der Bewegungen mit der erforderlichen Genauigkeit zu bestimmen, und daß daher seine Ableitung nicht als beobachtet, sondern als gefühlsmäßig geahnt zu betrachten ist.

Vom rein mechanischen Standpunkt angesehen, hat der Trab vor dem Schritt den Vorzug, daß der Körper nicht einseitig, sondern von einem diagonalen Beinpaar gestützt wird. Die Schrittbewegung ist offenbar für größere Geschwindigkeit ungeeignet, weil, sobald die Stützzeit um mehr als die Hälfte kürzer ist als die Schwingzeit, der Körper immer nur von einem Beine getragen werden müßte. Ein diagonales Beinpaar unterstützt den Körper zur Genüge und vermag ihn auch bei jedem Schritte so emporzuschnellen, daß er eine Strecke weit frei schwebt. Daß also ein Pferd sich in Trab setzt, wenn es schneller vorankommen

will, ist verständlich. Da sich aber unter den Muybridgeschen Aufnahmen vom Schritt einige finden, bei denen die Fußfolge der des Trabes gleicht, und da sich auch Aufnahmen vom Trab finden, in denen der Trab ohne freies Schweben, also als ein Gehen ausgeführt wird (eine Gangart, die unter der Bezeichnung „Zuckeltrab" bei Reitern allgemein bekannt und höchst verpönt ist), so muß der Trab als eine unabhängig neben dem Schritt bestehende Gangart angesehen werden. Wäre der Trab so, wie es Marey darstellt, aus dem Schritt hervorgegangen, so müßte sich bei langsamem Traben mindestens eine Annäherung der Fußfolge an die des Schrittes erkennen lassen, was aber nicht der Fall ist.

Marey gibt Schemata, die den Übergang von Schritt zu Trab und von Trab zu Schritt darstellen. Dieser Übergang ist ganz dasselbe, was Marey bei seiner Ableitung des Trabes aus dem Schritt beschreibt: Im ersten Fall wird die Zeit, um die das Hinterbein dem Vorderbein voraus ist, bei jedem Schritte kleiner, so daß nach einigen Schritten die Diagonalpaare gleichzeitig arbeiten. Im zweiten Fall ist das Hinterbein jeder Seite dem Vorderbein derselben Seite um einen ganzen Schritt voraus, so daß die Diagonalpaare gleichzeitig arbeiten, dann bleibt es bei jedem Schritte etwas länger auf dem Boden, bis es eben nur um eine halbe Schrittdauer vor dem Vorderbein voraus ist, womit die Fußfolge des Schrittes erreicht ist. Wie schon mit Bezug auf Paß und Schritt gesagt worden ist, beweist aber diese Form des Überganges nicht, daß der Trab sich ursprünglich aus dem Schritt herausgebildet hat.

Übergang vom Trab zum Galopp.

In ganz ähnlicher Weise vollzieht sich nach Marey der Übergang von Trab in Galopp. Das eine Diagonalpaar bleibt bei seiner gleichzeitigen Tätigkeit, beim andern wird der Hinterfuß stufenweise immer etwas später aufgesetzt als der Vorderfuß, bis es so weit kommt, daß dieser Hinterfuß erst den Boden berührt, nachdem die drei anderen Beine ihn schon verlassen haben. Das Abstoßen dieses Hinterfußes, das beim Traben mit dem des Vorderfußes der Gegenseite gleichzeitig geschah und als gemeinsame Bewegung aufgefaßt werden mußte, leitet jetzt die Tätigkeit des andern Diagonalpaares ein, und das Vorderbein folgt ihr. Nach kurzem Schweben kommt der zuerst gehobene Hinterfuß zuerst wieder auf den Boden, darauf das Diagonalpaar und dann der Vorderfuß, womit die Fußfolge des Galopps gegeben ist.

Wenn auch das Pferd auf diese Weise aus dem Trab in den Galopp übergeht, kann man deswegen doch nicht behaupten, daß der Galopp aus dem Trabe durch eine solche Änderung entstanden sei, denn das Pferd kann auch aus dem Stand angaloppieren.

Bemerkungen über das Angaloppieren und die Abarten des Galopps.

Das Angaloppieren aus dem Stand ist eine ganz besondere Bewegung, die nur von gut zugerittenen Pferden ausgeführt wird. Die Fußfolge ist beim ersten Galoppsprung von der bei allen nachfolgenden Galoppsprüngen verschieden[1]. Beim Angaloppieren aus dem Stand hebt sich zuerst die Vorhand, dann erteilt die Hinterhand dem Körper einen kräftigen Abstoß, so daß er frei schwebt. Darauf kommt zuerst ein Hinterfuß, dann das Diagonalpaar und zuletzt der Vorderfuß auf die Erde, und von da an folgen die Füße der für den Galopp angegebenen Regel. Aus der Bewegung beim Angaloppieren ist zu erkennen, daß für den

[1] Vgl. Werner Borchardt: Studien über die Sprungbewegung des Pferdes. Inaug.-Dissert. Bern 1912 — Z. Vet.kde 25.

Galopp das Springen bezeichnend ist. Dadurch hat er auf unebenem Boden vor der gleichförmigeren Bewegung beim Traben offenbar den Vorzug. Auch der Mensch nimmt auf einem Gelände, das der regelmäßig abwechselnden Bewegung beim gewöhnlichen Laufen nicht günstig ist, etwa auf rauhem steil abfallenden Boden, eine ähnliche Gangart an, indem er in Sprüngen bergab setzt. Dabei übernimmt unbewußterweise ein Bein die Hauptarbeit. Ebenso wird auch beim Pferd in der Regel ein Diagonalpaar besser befähigt sein, den starken Abstoß zum Sprung zu geben, und dieses Paar wird gemeinsam arbeiten, während die beiden anderen Beine nur Hilfsdienst tun.

Dreitakt- und Viertaktgalopp sind vom mechanischen Standpunkte als zwei ganz verschiedene Gangarten anzusehen. Das wesentlichste Kennzeichen des Dreitaktgaloppierens, die Bevorzugung der Arbeit des einen Diagonalpaares, fällt beim Viertaktgalopp fort. Der Viertaktgalopp scheint für die Entwicklung großer Geschwindigkeit den Vorzug zu haben, denn von den Muybridgeschen Aufnahmen des Dreitaktgalopps zeigen nur einzelne die Geschwindigkeit, die in allen Aufnahmen vom Viertaktgalopp erreicht und in einigen weit übertroffen wird.

Besonders zu beachten ist, daß unter sämtlichen Aufnahmen von Muybridge kein Beispiel von sogenannten Zweitaktgalopp (auch Karriere genannt) vorkommt, obgleich mehrere Aufnahmen bei Geschwindigkeiten von über 10 m, eine sogar bei 14 m darunter sind. Auch auf den Bildern von Wettrennen habe ich eine Stellung, die den Angaben über Zweitaktgalopp entspräche, nicht gefunden. Ich habe den Eindruck, daß diese Gangart nur infolge von Überlieferungen aus der Zeit vor Erfindung der Augenblicksphotographie auch heute noch irrtümlicherweise als bestehend betrachtet wird, daß sie aber in Wirklichkeit überhaupt nicht vorkommt.

Die Frage nach der Entstehung der verschiedenen Gangarten kann durch rein mechanische Untersuchungen nicht beantwortet werden. Die verschiedene Fußfolge beruht auf verschiedener Verknüpfung der motorischen Zentren im Rückenmark, die durch verschiedene Anlage und Bahnung entsteht. Über die spinalen Koordinationszentren für die Gangbewegung bei Hunden ist eine eingehende Untersuchung[1] schon vor Jahren erschienen, die betreffenden Verhältnisse beim Pferde sind aber, soweit mir bekannt ist, noch nicht untersucht.

Über die Bewegungsweise anderer Säugetiere.

Ortsbewegung der Säugetiere im allgemeinen.

Für die Ortsbewegungen der Säuger gelten die Grundsätze, die schon eingangs ausgeführt worden sind (vgl. S. 237). Die treibende Kraft ist in den Widerstandskräften der Umgebung, in den meisten Fällen also in den Reibungskräften des Erdbodens, zu suchen. Die Bewegung des Tierkörpers beruht darauf, daß von einem feststehenden Teil des Leibes aus andere Teile vorgeschoben werden, die dann ihrerseits am Boden fußen, so daß von ihnen aus wieder die erst feststehenden Teile weiter vorgeschoben werden können.

Unter diese Beschreibung fällt auch das Hüpfen und Springen, bei dem von einem feststehenden Körperteil aus der gesamte Körper fortgeschnellt wird und mit demselben oder anderen Teilen wieder fußt.

Je nach den Körperteilen, die bei der Ortsbewegung tätig sind, ist die Bewegung auf den Füßen: Gang- oder Laufbewegung, vom Kriechen zu unterscheiden.

---

[1] Philippson, M.: L'autonomie et la centralisation dans le système nerveux des animaux. Bruxelles 1905.

Zwischen diesen Bewegungsarten bestehen mancherlei Übergänge. Daneben finden sich unter besonderen Bedingungen noch andere Bewegungsarten, wie verschiedene Arten Klettern, Wühlen durch die Erde u. a. m.

Gehen und Laufen.

Gang auf zwei Beinen.

Gang und Lauf kommen bei den Säugern als zwei- und als vierbeinige Bewegung vor.

Der zweibeinige aufrechte Gang ist von jeher mit Recht als besonderes Kennzeichen des Menschen angesehen worden, obschon gegen die Form, in der diese Wahrheit gewöhnlich ausgesprochen wird, mit ebensoviel Recht einzuwenden ist, daß eine Anzahl andere Säugetiere und alle Vögel ebenfalls auf zwei Beinen gehen. Der Vorzug des Menschen beruht darauf, daß der aufrechte Gang die Hände zum Gebrauch von Werkzeugen frei läßt, bei den Vögeln aber ist die obere Extremität ebensosehr der Ortsbewegung dienstbar wie bei den Vierfüßern.

Von diesem Gesichtspunkt aus ist die Frage zu behandeln, ob den anthropoiden Affen ein eigentliches zweibeiniges Gehen zuzusprechen sei.

Vom Gorilla, Orang, Schimpansen und Gibbon wird angegeben, daß sie frei aufgerichtet gehen, und man kann sich davon auch in zoologischen Gärten überzeugen. Sie machen aber von dieser Fähigkeit nur selten und nur für ein paar Schritte Gebrauch. Im Freileben sollen sie sich nur halb aufgerichtet bewegen und sich dabei mit den Händen auf dem Boden stützen. Hierbei kommt in Betracht, daß selbst in der ganz aufgerichteten Stellung die Hände beim Schimpansen bis unter die Knie hinabreichen, beim Orang sogar noch weiter. Die vordere Extremität ist also nicht ganz von der Tätigkeit als Stütze befreit, sondern sie wird bei der Ortsbewegung auf der Erde und selbstverständlich in noch viel stärkerem Maße beim Klettern auf Bäumen beansprucht.

Von den größeren Säugern gehen nur die Bären dann und wann auf zwei Beinen. Unter den kleinen Nagern sind viele Arten, die sich häufig auf zwei Beinen bewegen, und einige, die fast ganz auf die zweibeinige Bewegung angewiesen sind. Es ist mir nicht bekannt, daß je Reihenaufnahmen vom zweibeinigen Gang bei Tieren gemacht worden wären, auf die genauere Angaben gegründet werden könnten.

Gang auf drei Beinen.

Dreibeiniger Gang ist ein Sonderfall, der nur bei vereinzelten Arten vorkommt, aber als mechanische Merkwürdigkeit beachtenswert ist: Das Känguruh bewegt sich, wenn es kleine Entfernungen in Gemächlichkeit zurücklegen will, indem es sich aus der Hockstellung auf alle viere niederbeugt und dann auf beide Vorderfüße und den Schwanz gestützt, beide Hinterfüße gleichzeitig hebt und ein Stück nach vorn setzt. Darauf rücken wieder Vorderfüße und Schwanz vor, und so fort[1]. Da Vorderfüße und Hinterfüße hierbei als eine gemeinsame Stütze gebraucht werden, also gewisssermaßen nur je einen Fuß bilden, und der Schwanz eine dritte vollwertige Stütze bildet, darf man diese Bewegung als einen Gang auf drei Beinen bezeichnen.

Auch in der hockenden Ruhestellung dient der Schwanz als wesentliche Stütze. Bei kleineren Nagern, wie die Springhasen, dient der Schwanz zur Stütze beim Sitzen und Stehen.

---

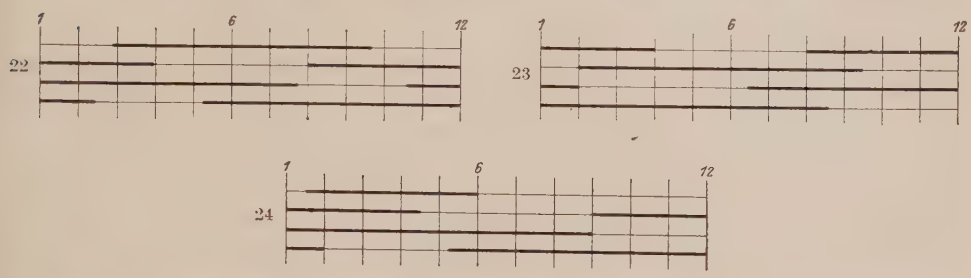
[1] Vgl. Owen: Comp. Anat. and Physiol. of Vertebrates **3**, 68. London 1868.

Gehen der Vierfüßer.

Schritt.

Bei den Vierfüßern unterscheidet sich der Gang im allgemeinen nicht sehr von dem des Pferdes und kann deshalb außer in bezug auf einige Besonderheiten am besten durch Hinweise auf die Bewegungen des Pferdes beschrieben werden.

Im Schritt folgen fast alle Vierfüßer derselben Regel wie das Pferd. Von einigen: Elefant, Giraffe, Kamel, wird dagegen behauptet, daß sie Paß gehen.

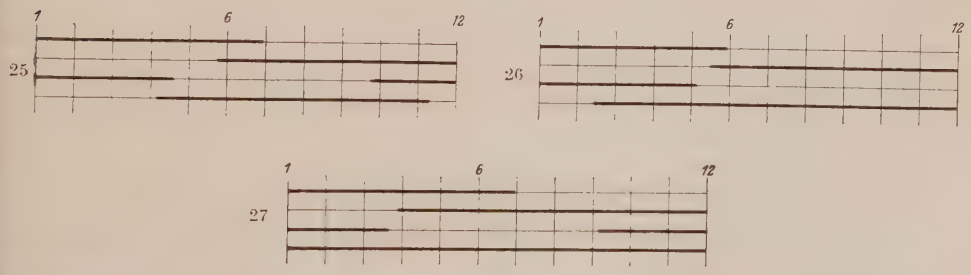


Zeitbilder 22, 23, 24. Schritt. Aufnahmen von MUYBRIDGE 670, 699, 701–722: Ochs. Zeitabstände 0,123 Sekunden. Ganggeschwindigkeit 0,85 m. — 699: Bison. Zeitabstände 0,136 Sekunden. Geschwindigkeit 1,3 m. 701: Gnu. Zeitmessung fehlt.

Auch vom Rinde sagt ZIETSCHMANN[1], daß der Zeitabschnitt zwischen der Bewegung des Hinterbeines und der des gleichseitigen Vorderbeines kleiner sei als die halbe Schrittdauer, so daß der Gang des Rindes als „Halbpaß" bezeichnet werde. MUYBRIDGE hat 3 Aufnahmen vom Schritt des Ochsen (670, 671, 669) bei 0,8, 0,9 und bei 1,25 m Geschwindigkeit gemacht, und man kann nicht sagen, daß eine von ihnen dem Paß nahekäme.

Ein gehender Bison kommt dem Paß schon etwas näher, und noch mehr ein Gnu, bei dem die Hinterfüße nur ganz kurze Zeit nach den Vorderfüßen auf die Erde kommen.

Vom indischen Elefanten sagt der beste Kenner, SANDERSON[2], daß er nur eine Gangart habe, nämlich einen dem Paß angenäherten Schritt, der ihn auf



Zeitbilder 25, 26, 27. Schritt. 25: Elefant. Zeitabstände 0,085, Geschwindigkeit 1,8 m. — 26: Einhöckeriges Kamel, 0,033 Sekunden, 4 m. — 27: Zweihöckeriges Kamel, 0,011 Sekunden, Geschwindigkeit nicht gemessen.

kurze Entfernung etwa so schnell fördere, wie ein guter Läufer auf ebenem Boden zu laufen vermag. Eine Aufnahme von MUYBRIDGE bei einer Geschwindigkeit von etwa 2 m zeigt diese Gangart, die dem Schritt nähersteht als dem Paß.

[1] ELLENBERGER u. SCHEUNERT: Lehrb. d. vergl. Physiol. d. Haussäugetiere, S. 552. Berlin 1910.

[2] SANDERSON: Thirteen years among the wild beasts of India, S. 68. London 1878.

Muybridges Aufnahme vom Gang des Dromedars (136) kommt dem Paß nahe, was auch mit der S. 256 erwähnten Angabe Mareys und anderer übereinstimmt. Seine Aufnahme vom zweihöckerigen Kamel (131) zeigt dagegen ebenso regelrechten Schritt, wie man ihn beim Pferd findet.

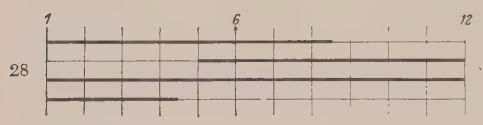
Vom Gang der Giraffe sagt Owen[1], er scheine, wenn sie sich schnell bewege, Paß zu sein, bei langsamem Schreiten könne man aber sehen, daß die Hinterfüße vor den Vorderfüßen gehoben würden. Milne-Edwards[2] gibt sehr bestimmt an, daß die Giraffe bei langsamer Bewegung unreinen, bei schnellem Lauf aber reinen Paß gehe, ebenso Colin[3]. Eine Aufnahme vom Gang der Giraffe gibt es, soviel ich weiß, nicht.

Muybridge gibt ferner Reihenbilder von Pavian, Maultier, Esel, Schwein, Ziege, Reh, Hund, Katze, Löwe, Tiger, Jaguar, Waschbär, Wasserschwein. Alle diese folgen ziemlich genau der der Schrittregel.

Auffallenderweise haben die verschiedenen Flossenfüßer, obgleich sie in ihrer Lebensweise und in der Anpassung an den Aufenthalt im Wasser nach übereinstimmen, ganz verschiedene Gangarten. Die Seehunde schleppen sich mit emporgehobenen Hinterflossen hin, indem sie sich abwechselnd mit der Vorderflosse jeder Seite vorschieben. Der Seelöwe schlägt die Hinterflossen unter den Leib und geht watschelnd oder indem er sprungweise beide Vorderflossen und beide Hinterflossen aufsetzt. Das Walroß geht watschelnd auf allen vier Extremitäten[4].

Klettern.

Mit dem Gang kann in gewissen Fällen auch die Kletterbewegung in bezug auf die Reihenfolge der Bewegungen der Gliedmaßen verglichen werden. Ein Reihenbild von Muybridge zeigt einen Pavian beim Ersteigen einer senkrechten Stange; seine Bewegungen entsprechen einem unreinen Trab. Eine andere Bilderreihe zeigt ein Faultier an waagerechter Stange hangelnd. Hier entspricht die Reihenfolge der Bewegungen ebenfalls der, die sich beim Trabe des Pferdes findet (vgl. S. 249). Aber sie wird so langsam ausgeführt, daß die Krallen zwei bis dreimal so lange am Ort bleiben, als sie durch die Luft geführt werden.



Zeitbild 28. Pavian an einer senkrechten Stange kletternd. Aufnahme von Muybridge 149. Zeitabstände 0,041 Sekunden.

Laufen.

Lauf auf zwei Beinen. Gangarten der Vierfüßer.

Zweibeiniges Laufen kommt, wie mir scheint, unter den Säugetieren nur beim Menschen vor.

Beim Laufen der vierfüßigen Tiere unterscheidet man die verschiedenen Gangarten: Paß, Trab und Galopp (vgl. S. 244). Einige Vierfüßer zeigen noch eine Gangart, die sich von den als Galopp bezeichneten Gangarten des Pferdes unterscheidet, trotzdem aber schlechthin als Galopp bezeichnet und in der mir bekannten Literatur nirgends ausdrücklich von den anderen Arten des Galopps getrennt wird.

Paß.

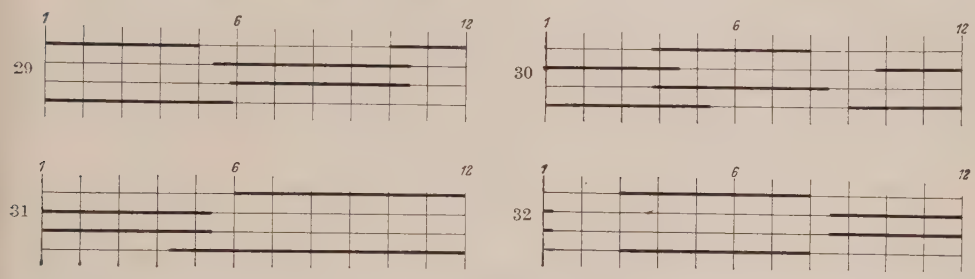
Von verschiedenen Vierfüßern wird behauptet, daß sie Paß gehen, oder daß ihre Gangart dem Paß wenigstens nahekomme. Hiervon ist schon oben S. 256 u. 261 die Rede gewesen. Aus dem dort Gesagten dürfte hervorgehen, daß reiner Paß auch bei diesen Tierarten nicht regelmäßig gefunden wird.

---

[1] Owen: Comp. Anat. and Physiol. of Vertebrates **3**, 67. London 1868.
[2] Milne-Edwards: Leçons de physiologie comparée **11**, 52. Paris 1874.
[3] Colin: Traité de biol. comparée etc. Paris 1871.
[4] Reh, zitiert nach Sokolowsky: Biologische Untersuchungen usw. Sitzgsber. Ges. naturforsch. Freunde Berl. **10**, 326 (1907).

Trab.

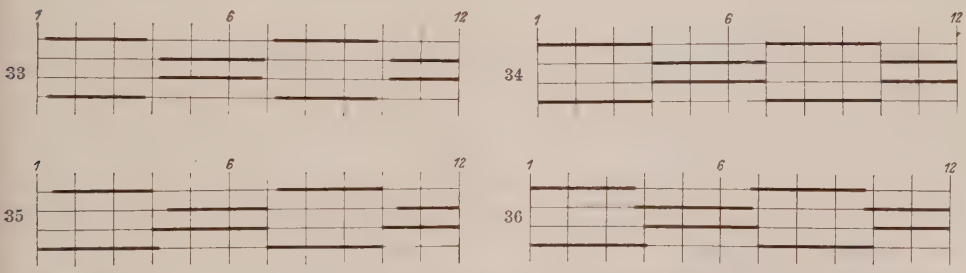
Beim Trabe, der den meisten Vierfüßern geläufig ist, folgt die Bewegung der Beine im allgemeinen sehr genau der Regel, die oben (S. 249) für das Pferd angegeben ist. Dies bestätigen auch die Reihenbilder von MUYBRIDGE, von dem Trab des Ochsen, Schweines, der Ziege, des Damhirsches, Hirsches, Elches,



Zeitbilder 29, 30, 31, 32. Trab. Aufnahmen von MUYBRIDGE 672, 675, 692, 697. 672: Ochs. Zeitabstände zwischen den Senkrechten 0,056 Sekunden, Geschwindigkeit 2,15 m. — 675: Schwein, 0,031 Sekunden; 3,5 m. — 692: Wapiti. 0,032 Sekunden. 4 m. — 697: Antilope (ohne Zeitmessung).

der Antilope, des Hundes, der Katze. Außer dem Trab des Pferdes scheint aber nur der Trab des Hundes eingehend untersucht zu sein. SCHÄME[1] unterscheidet nicht weniger als 4 Trabformen des Hundes, die er sehr genau, bis zur Bezeichnung der einzelnen dabei vorwiegend tätigen Muskeln, beschreibt. Diese verschiedenen Trabformen hängen, wie SCHÄME meint, vom Körperbau, insbesondere von dem Längenverhältnis von Vorder- und Hinterbein und deren Winkelstellungen ab, und sind daher auch ein Kennzeichen bestimmter Hunderassen.

SCHÄME zählt auf: 1. geworfener Trab, dadurch gekennzeichnet, daß der Körper zwischen je zwei Schritten frei schwebt; 2. geschwungener Trab, bei dem die Zeit des Freischwebens auf Null beschränkt ist, so daß die diagonalen Beinpaare einander ohne Zwischenzeit ablösen; 3. übereilter Trab, bei dem die Vorderbeine etwas später als die Hinterbeine auf den Boden kommen, so daß zwischen je zwei Schritten das eine Hinterbein allein den Boden berührt; 4. natürlicher Trab, bei dem die Vorderbeine etwas eher als die Hinterbeine niedergesetzt und



Zeitbilder 33, 34, 35, 36. Trab des Hundes. Schemata nach den Beschreibungen von SCHÄME. 33: Geworfener Trab. — 34: Geschwungener Trab. — 35: Übereilter Trab. — 36: Natürlicher Trab.

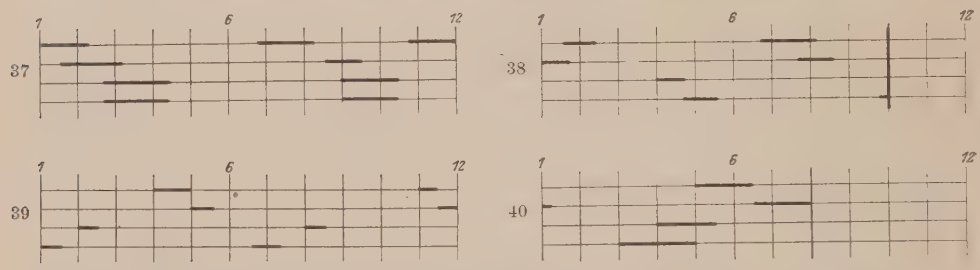
gehoben werden, wobei der Körper zwischen den Stützzeiten der diagonalen Beinpaare vorübergehend von den beiden Beinen einer Seite unterstützt wird. Bezeichnend für diese Abarten des Trabes sind auch die Unterschiede der Spur: Beim geworfenen Trab wird, weil die Vorderbeine zu kurz sind, um die Schrittlänge

[1] SCHÄME, R.: Die Trabformen des Hundes. Der Hund **1926**, Nr 19 u. 20.

der Hinterbeine einzuhalten, der Hinterfuß seitwärts neben dem gleichseitigen Vorderfuß vorbeigeführt, und der Hund muß schräg gehen. Ähnlich ist es bei dem geschwungenen und dem übereilten Trab. Bei dem natürlichen Trab dagegen, den nur solche Rassen laufen, bei denen die Vorhand dieselbe Schrittlänge einhalten kann wie die Hinterhand, bildet die Spur eine Reihe in Linie hintereinanderliegender Abdrücke, die genau gleich weit voneinander entfernt sind. Schäme weist nach, daß diese Gangart wegen der Vollkommenheit der Stützung auch auf ungünstigem Gelände gelaufen werden kann, daß sie Wendungen leicht zuläßt und weniger als andere Gangarten ermüdet. Daß es die natürliche Trabform des Hundes sei, schließt er daraus, daß Wildhunde, Wolf und Fuchs auf diese Weise „schnüren".

Galopp.

Wesentlichere Unterschiede bestehen in bezug auf den Galopp bei verschiedenen Tierarten. Zietschmann[1] sagt zwar am Schlusse seiner Ausführungen über den Galopp des Pferdes: „Alle Tiere galoppieren in der gleichen Weise." Aber wie oben gezeigt worden ist (S. 252), umfaßt die Bezeichnung Galopp schon beim Pferde mindestens zwei verschiedene Gangarten. Diese finden sich zwar bei



Zeitbilder 37, 38, 39, 40. Galopp. Aufnahmen von Muybridge 719, 708, 709, 707. 37: Katze, Zeitabstand zwischen den Senkrechten 0,048 Sekunden, Geschwindigkeit 5 m. — 38: Hund, Wettrenner, 0,043 Sekunden, 10—11 m. — 39: Hund, Wettrenner, 0,041 Sekunden, 11,5 m. — 40: Mastiff, unreinen Galopp laufend.

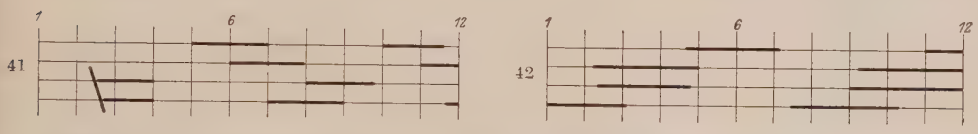
vielen anderen Tieren ohne merkliche Verschiedenheit wieder, aber bei einigen kommt noch eine besondere Gangart vor, die zwar, wie oben (S. 259) schon kurz angedeutet worden ist, ganz allgemein schlechthin als Galopp bezeichnet wird, von den Galopparten des Pferdes aber grundsätzlich verschieden ist. Sie hat mit dem Galopp der Pferde nur das gemein, daß sie aus einer Reihe aufeinanderfolgender Sprünge besteht, also eine Laufart, und zwar einen Schnellauf darstellt. Die Sprünge werden so ausgeführt, daß erst die Vorhand, dann die Hinterhand vom Boden abstößt und dann *erst* die Vorhand, *dann* die Hinterhand wieder zur Erde kommt. Es handelt sich also hier um *Sprünge von den Hinterbeinen auf die Vorderbeine*, während beim Pferde nach jedem Galoppsprunge zuerst die Hinterfüße auf die Erde kommen. Dieser grundlegende Unterschied ist auffälligerweise in der mir bekannten Literatur nirgend erwähnt.

Die Tierarten, die diese Gangart zeigen, sind nicht ganz wenige: die kleinen Katzenarten, die kleineren Hunde, viele Musteliden, die Spitzmäuse, die meisten Nager, von den Wiederkäuern alle kleinen Arten und selbst so große wie der Damhirsch. Diese Aufzählung enthält zwar einige Arten, von denen ich nicht mit Bestimmtheit nachweisen kann, daß sie die betreffende Gangart zeigen, von denen dies aber wegen ihrer Ähnlichkeit zu anderen Arten anzunehmen ist, wie

[1] Ellenberger u. Scheunert: Lehrb. d. vergl. Physiol. d. Haussäugetiere, S. 556. Berlin 1910.

die Spitzmäuse, die in ihrer Bewegungsweise den Hausmäusen sehr nahe stehen. Dagegen sind einige weniger bekannte Arten weggelassen, wie die Klippschliefer, die wahrscheinlich auch von den Hinterbeinen auf die Vorderbeine springen.

Zum Beweise sind folgende Umstände anzuführen: Das Kaninchen zeigt, wie allgemein angegeben wird, schon bei langsamer Bewegung eine besondere Bewegungsform: das „Hoppeln". Dies ist ein Gehen, bei dem Vorhand und Hinterhand abwechselnd gleichseitig vorgesetzt werden. Bei schnellem Lauf von Kaninchen und Hasen geht diese Gangart in eine Reihe von Sprüngen von der Hinterhand auf die Vorhand über. Bei Mäusen, Ratten und marderartigen Tieren hat man öfter Gelegenheit, dieselbe Bewegungsform mit dem freien Auge zu verfolgen oder sie durch Untersuchung der Spuren nachzuweisen. Ebenso ist es bei Rehen und Damwild. Von diesem gibt auch MUYBRIDGE (681—691) einige Reihenbilder, die unzweifelhaft beweisen, daß nach dem Schweben die Vorderbeine zuerst auf den Boden herunterkommen. Von der Katze hat MUYBRIDGE zwei Aufnahmen (719, 720), die als Galopp bezeichnet sind und die ganz unverkennbar Sprünge von den Hinterbeinen auf die Vorderbeine darstellen. Die Hinterbeine sind dabei genau gleichzeitig tätig, von den Vorderbeinen eilt eins dem andern vor, aber nicht in beiden Aufnahmen das gleiche Vorderbein. Endlich bringt MUYBRIDHE 4 Reihenbilder vom Galopp von 3 Hun-



Zeitbilder 41, 42. 41: Sogenannter Galopp vom Damtier, bei MUYBRIDGE Nr. 691. Sprung von schreitenden Hinterbeinen auf schreitende Vorderbeine. — 42: Regelrechter Dreitaktgalopp einer Ziege. Aufnahme von MUYBRIDGE 679, Zeitabstände 0,061 Sekunden.

den, von denen einer (707) schweren Schlages ist (Mastiff), zwei (708, 709) leichte Renner. Beim Lauf dieser beiden Hunde sind alle Züge der in Rede stehenden Gangart aufs deutlichste ausgeprägt. Im Gegensatz zum Galopp der Pferde, bei dem während des Schwebens die Hinterbeine sogleich nach vorn unter den Leib gebracht werden, um beim Herabkommen die Körperlast aufzufangen, so daß der Rücken eingekrümmt ist, ist während der gewaltigen Sprünge der rennenden Hunde der ganze Körper langgestreckt, und die Hinterbeine erreichen eine annähernd senkrechte Stellung erst, nachdem die Vorderbeine schon auf dem Boden stehen. Bei der großen Laufgeschwindigkeit von über 10 m verlassen die Vorderbeine schon den Boden, ehe die Hinterbeine niedergekommen sind. Es gibt hier also auch einen Zeitraum freien Schwebens, der als ein Sprung von den Vorderbeinen auf die Hinterbeine aufgefaßt werden kann. Demnach wäre diese Gangart auch so zu beschreiben, daß Vorderhand und Hinterhand abwechselnd gleichfüßige Sprünge ausführen.

Übrigens sind hierbei weder die beiden Vorderbeine noch die beiden Hinterbeine immer genau gleichzeitig tätig. Es kommt vor, daß das rechte Vorderbein sich schon hebt, wenn das linke erst auf den Boden kommt, und das linke Hinterbein schon, ehe das rechte auf den Boden kommt. Hier landen also Vorderhand und Hinterhand gleichsam im Schreiten. In einer anderen Aufnahme von demselben Hund eilt aber das linke Vorderbein dem rechten vor, und die Hinterbeine sind gleichzeitig tätig. An einer anderen Aufnahme galoppierender Hunde von hinten ist zu sehen, daß sie nicht gerade laufen, sondern daß die Hinterhand bald rechts, bald links neben die Vorhand greift, so daß ein Hinterbein zwischen den Vorderpfoten hindurch nach vorn kommt. Im Vergleich *zu diesem Renn-*

galopp nähert sich der Galopp des schweren Hundes (Mastiff 707) dem des Pferdes, und noch mehr der Galopp vieler anderer großen Tiere, von denen Muybridge Aufnahmen gemacht hat: Kamel, Orexantilope, Wapiti, Bison, Guanaco. Es liegt nahe anzunehmen, daß das Springen von den Hinterbeinen auf die Vorderbeine für die größeren Tiere bei ihrer im Verhältnis zu ihrem Gewicht geringeren Muskelkraft zu anstrengend ist. Doch scheiden sich die Gangarten nicht streng nach der Größe, denn auf einer Aufnahme von Muybridge sieht man, daß eine Antilope (die nicht näher ihrer Art nach bestimmt ist) mit beiden Hinterfüßen zugleich abspringt und auf die rechts-links schreitenden Vorderbeine herunterkommt, die dann ihrerseits abstoßen, noch ehe die Hinterbeine fast gleichzeitig zur Erde kommen, und auch auf den Bildern vom Damwild sieht man Sprünge von Hinterhand auf Vorhand, während eine Ziege, die doch viel kleiner ist, regelrechten Dreitaktgalopp geht, wie ein Pferd.

Eine Aufnahme vom Wapiti ist von Muybridge als Galopp beschrieben, obschon die Fußfolge der beim Trabe entspricht.

Bei denjenigen Tieren, die von den Hinterbeinen auf die Vorderbeine springen, aber die Beine nicht gleichzeitig, sondern schreitend aufsetzen, können die vier Füße in cyclischer Folge tätig sein. Leider reicht die Beobachtungsdauer, die bei den Aufnahmen von Muybridge eingehalten wurde, nicht aus, um an mehreren Schritten nacheinander zu prüfen, ob dies auch regelmäßig stattfindet. A priori ließe sich erwarten, daß diese Gangart besonders schnell fördern würde.

Stehen und Gehen der Vögel.

Stehen der Vögel.

Der zweibeinige Gang der Vögel ist nur bei wenigen Arten so ausgebildet, daß er mit dem des Menschen zu vergleichen wäre. Eher ist das Stehen der Vögel auf zwei Füßen dem Stehen des Menschen zu vergleichen. Dabei ist jedoch zu beachten, daß die Vögel mit sehr wenigen Ausnahmen auf den Zehen allein auftreten. Ihr ganzes Bein ist für diesen Zweck gestaltet. Die Zehen sind im Verhältnis zum Gesamtkörper sehr viel länger als die des Menschen und würden eine reichlich bemessene Unterstützungsfläche darbieten, wenn sie nicht schwächer und nachgiebiger wären als der menschliche Fuß. Weitere Unterschiede bedingt die winklige Beugung des zu einem langen Röhrenknochen umgeformten Mittelfußes gegen den Unterschenkel, des Unterschenkels gegen den Oberschenkel und des Oberschenkels gegen das Becken. Der Stand des Vogels hat daher etwas Unsicheres, Schwankendes. Dies gilt indessen nur von den Sing- und Sperlingsvögeln und ähnlichen, während Schreit- und Watvögel auf geraden Beinen fest und ruhig zu stehen vermögen.

Der Vogelkörper, als starre Masse betrachtet, kann wie alle anderen Körper nur stehen, wenn die Schwerlinie, das ist das Lot vom Schwerpunkt, durch die Unterstützungsfläche geht. Die Unterstützungsfläche ist in diesem Fall die Fläche, die von den Zehenspitzen und dem Metatarsophalangealgelenk begrenzt wird. Auch bei den Arten, bei denen eine vierte Phalanx als „Daumen" nach hinten ragt, entsteht dadurch keine wirksame Vergrößerung der Unterstützungsfläche, weil die einzelne Phalanx zu schwach ist, das Körpergewicht zu tragen. Die Schwerlinie muß also innerhalb der bezeichneten Fläche etwas vor das Metatarsophalangealgelenk fallen, damit der Vogelkörper unterstützt sei. Bei den genannten Arten: Singvögeln, Sperlingsvögeln u. a. m., liegt dann der Schwerpunkt im Verhältnis zu der Größe der Unterstützungsfläche viel niedriger wie beim Menschen, also für die Festigkeit des Stehens günstiger. Daß trotzdem, wie oben gesagt, das Stehen der Vögel unsicher erscheint, beruht darauf, daß der

Oberkörper mit Hals und Kopf weit nach vorn und der durch den Federschwanz (allerdings nur scheinbar) verlängerte Hinterleib weit nach hinten über die Unterstützungsfläche ausladet. Tatsächlich beeinflussen Bewegungen des Kopfes merklich die Festigkeit des Stehens, wenn sie nicht etwa sogleich durch Gegenbewegungen des Schwanzes ausgeglichen werden. Es kommt eben für das ruhige Stehen nicht allein auf die Lage des Gesamtschwerpunktes, sondern auch auf die Verteilung der einzelnen Massen an.

Dies steht in scheinbarem Widerspruch zu der Angabe[1] in Brehms Tierleben, daß diejenigen Vögel, die den Körper steil tragen, ungeschickt gehen, während die, bei denen er schräg geneigt liegt, sich gefälliger bewegen. Es werden aber hiermit ganz verschiedene Arten von Vögeln in Vergleich gebracht, da die, die den Körper steil tragen, Steißfüße, Pinguine u. a. m., Taucherv ögel sind, die mehr Anlage zum Schwimmen als zum Gehen haben.

Besonders hervorzuheben ist, daß trotz dieser Unsicherheit des Stehens der Schwanz im allgemeinen nicht zur Unterstützung des Körpers herangezogen wird. Nur bei den Spechten ist dies in großem Maße der Fall. Die Spechte können daher auch nur aufwärts am Stamm hinaufklettern und müssen, wenn sie nach abwärts wollen, hinabfliegen.

Die Watvögel, Storch, Kranich u. a. m., insbesondere aber die Flamingos halten sich auf ihren übermäßig langen Beinen mit sehr kleiner Unterstützungsfläche in wunderbarer Weise im Gleichgewicht. Sie stehen sogar oft auf einem Bein, und die Flamingos schlafen oft in dieser Stellung und schwanken dabei[2], wenn es windig ist, sichtlich hin und her. Dabei müssen die reflektorischen Muskelkontraktionen, die das Umkippen verhindern, sehr kräftig sein.

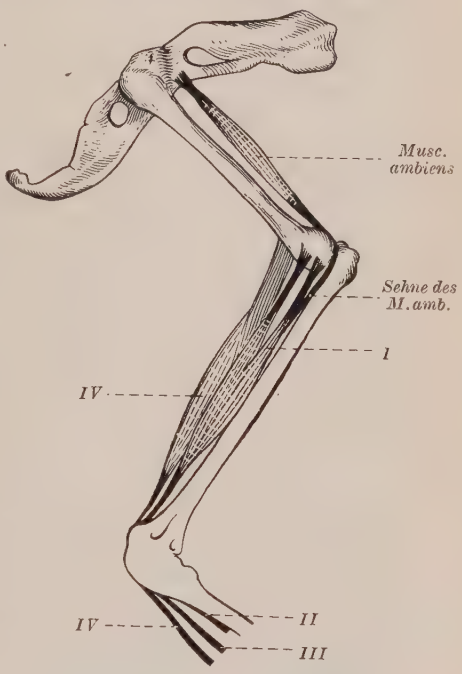


Abb. 115. M. ambiens vom Pfau nach Brauer. *II, III, IV* Muskeln und Sehnen der Zehenbeuger.

Demgegenüber haben frühere Forscher, Borelli, Owen u. a., für die „Greifhüpfer" angenommen, daß ihre Füße vermöge einer besonderen Anordnung der Sehnen selbsttätig den Zweig, auf den sich der Vogel setzt, umklammern und festhalten könnten. Durch neuere Untersuchungen ist aber nachgewiesen, daß diese Vorstellung irrig ist. Der Muskel, dem man die Wirkung zuschrieb, bei Beugung des Knies gleichzeitig die Zehen zu beugen, ist der M. ambiens (auch Rectus cruris), der vom Proc. pubicus des Beckens zur Außenseite des Knies verläuft, wo er sich mit einer langen Sehne in einer Rinne des Oberschenkelknochens bis in die Ursprungssehne des oberflächlichen Zehenbeugers fortsetzt. Aus diesem Befunde hat man geschlossen, daß die Zusammenziehung des M. ambiens beugend auf die Zehen wirken müsse. Dies trifft jedoch nach Brauer[3] nicht zu, sondern der Zehenbeuger ist ganz selbständig. Überdies findet sich die beschriebene Anordnung gerade bei solchen

[1] Brehms Tierleben, Vögel **1**, 9.
[2] Owen: Comp. Anat. and Physiol. of Vertebrates **2**, 112. London 1866.
[3] Brauer: Über die Bedeutung des M. ambiens usw. Sitzgsber. Ges. naturforsch. Freunde Berl. **1911**, 175.

Vogelarten, die nicht auf Zweigen leben, wie Strauß, Apteryx, Huhn, Ente, Möwe, fehlt aber bei Sperlingsvögeln und anderen Greifhüpfern. Brauer hat die betreffende Einrichtung bei Raubvogel, Pfau, Huhn, Taube, Ibis gefunden, aber nicht bei Krähe, Eule und Papagei.

Aber auch bei den Vögeln, bei denen von der betreffenden Einrichtung des M. ambiens nichts zu bemerken ist, beugen sich bei der Beugung des Beines auch die Zehen. Schaffer hat dies zu erklären gesucht, indem er von dünnen Sehnestreifen sprach, die den M. ambiens ersetzen sollen. Brauer weist darauf hin, daß, da die Zehenbeuger oberhalb des Fußgelenks entspringen und ihre Sehne hinter dem Fußgelenk vorüberziehen, diese Sehnen bei der Dorsalflektion des Fußgelenks angespannt werden und den Schluß der Kralle bewirken.

Schaffer[1] hat noch eine andere Einrichtung entdeckt, die angeblich dem Zweck dienen soll, den Vogel beim Sitzen auf einem Zweige festzuhalten, nämlich Sperrzähne in den Sehnenscheiden und knorplige Höcker auf der Oberfläche der Sehne der Fingerbeuger. Unter dem Druck der Körperlast sollen diese Gesperre der Zehen in der Beugestellung festhalten. So beachtenswert diese durch mikroskopische Untersuchung festgestellten Befunde sind, dürften sie doch nur als ein Hilfsmittel, aber nicht als eine Einrichtung zu betrachten sein, die einen vollen Ersatz für die angebliche Leistung des M. ambiens gewähren könnte. Bloße Feststellung der Zehen in ihrer Beugestellung ist nicht ausreichend, um den Vogel auf dem Zweige zu erhalten, wozu es vielmehr eines Anklammerns unter stetigem Druck bedarf, also einer dauernden Spannung der Zehenbeuger. Übrigens ist nicht einzusehen, warum die auf Zweigen sitzenden Vögel einer besonderen Vorrichtung bedürfen sollen, um sich aufrechtzuerhalten, wenn doch die Flamingos ohne solche Vorrichtung auf einem Bein stehend schlafen.

Gehen und Laufen der Vögel.

Auf die sehr mannigfaltige Ausbildung des Knochengerüstes, der Krallen und der Haut der Füße zu besonderen mechanischen Zwecken kann nicht im einzelnen eingegangen werden, zumal da die Angaben darüber kaum eine Zusammenfassung unter allgemeinen Gesichtspunkten gestatten. Eine solche Bemerkung[2] findet sich bei Abel, daß nämlich je länger der Metatarsus, um so größer die Laufgeschwindigkeit. Im übrigen unterscheidet Abel bei der Besprechung der Ortsbewegung der Vögel 3 Hauptgruppen von Bewegungsformen: 1. das „Greifhüpfen" der Zweigbewohner, 2. den echten zweibeinigen Gang der Schreit-, Lauf- und Watvögel, 3. die nach ganz besonderen Richtungen ausgebildeten Bewegungsformen, wie sie bei der Mauerschwalbe, beim Specht u. a. m. gefunden werden.

Die Vögel, die Zweigbewohner sind, bewegen sich auch auf dem Erdboden durch gleichfüßiges Hüpfen. Demgegenüber setzen die Schreit-, Lauf- und Watvögel bei langsamer Bewegung gemessen ein Bein vor das andere, wobei die Sohle, d. h. die Plantarfläche der Phalangen, sich ganz analog der Sohle des Menschen vom Boden abwickelt und die Zehen des abgehobenen Fußes sich sogleich mit einer gewissen Zierlichkeit gebeugt aneinanderlegen, um beim Vorschwingen nicht anzustoßen. Die Schreitbewegung ist von einem sehr deutlichen Wippen des Kopfes und Halses begleitet. Bei schnellem Lauf können diese Bewegungen mit dem Takt der Schritte nicht mitkommen und bleiben aus, dafür werden mitunter die Flügel zur Beschleunigung des Laufes gebraucht. Milne-Edwards sagt, daß der Strauß beim Laufen den Kopf zurücklegt. Muybridge

[1] Schaffer: Über die Sperrvorrichtungen an den Zehen der Vögel. Z. wiss. Zool. 13, 377 (1903).

[2] Abel: Paläobiologie, S. 283. Stuttgart 1912.

gibt vom Strauß zwei Reihenbilder, eins vom Gang bei 1,2 m (772) und eins vom Lauf bei 3,1 m (772) Geschwindigkeit. Während der Fuß den Körper trägt, berührt das Metatarsophalangealgelenk den Boden, beim Abheben des Fußes knickt das erste Interphalangealgelenk ein, so daß sich die ersten Phalangen heben, während die zweiten in scharfer Dorsalbiegung noch auf der Erde ruhen.

Ortsbewegung der Reptilien und Amphibien.

Unter den Reptilien, die sich im allgemeinen kriechend, also langsam bewegen, machen die überaus flinken Eidechsen eine Ausnahme. Ihre Bewegungsweise ist ein vierfüßiger Lauf, bei dem aber die Schlängelung des Leibes und Schwanzes mitwirkt, wie etwas weiter unten im Zusammenhang mit der Gangart der geschwänzten Batrachier näher beschrieben werden soll. Einige australische Arten laufen aufgerichtet auf den Hinterbeinen[1], also zweifüßig, mit Sprüngen von einem Bein auf das andere. Dies ist deshalb besonders beachtenswert, weil sich aus Fußabdrücken im Gestein nachweisen läßt, daß auch den riesenhaften fossilen Iguanodonten diese Gangart eigen war.

Abb. 116. Gangbewegung des Gecko nach Marey und Braus. Die drei Stellungen des Tieres sind der Übersichtlichkeit wegen nebeneinander abgebildet, während in Wirklichkeit das Tier in gerader Linie vorschreitet. Durch Krümmung der Wirbelsäule die gemeinsame Längsachse der beiden Hinterbeine als Radius um die feststehende linke Hinterpfote und zugleich die gemeinsame Längsachse der beiden Vorderbeine als Radius um die feststehende rechte Vorderpfote gedreht, bis die Stellung *II* erreicht ist. Dann wird durch Krümmung der Wirbelsäule im entgegengesetzten Sinne der entsprechende Vorgang bewirkt, indem diesmal die rechte Hinterpfote und linke Vorderpfote als Drehpunkte feststehen. Stellung *III*, die dadurch entsteht, ist, um 2 Schrittlängen vorgeschoben, die Wiederholung von *I*, auf die wieder *II* und *III* folgen.

Einige Unterordnungen der Kriechtiere, Schildkröten und Saurier sind vierfüßig und mechanisch mit den vierfüßigen Amphibien gleichzustellen. Den Gang des Gecko gibt eine Reihenaufnahme von Marey[2] wieder, und man erkennt daran dieselbe Bewegungsweise, deren Eigenheit Braus[3] mit Bezug auf die Gangart des Salamanders hervorhebt. Die Extremitäten sind hier noch nicht für Schreitbewegungen in sagittaler Ebene ausgebildet, sondern stehen quer vom Körper ab. Jedes Extremitätenpaar bildet sozusagen einen Querbalken, dessen beide Enden von den Füßen unterstützt sind und dessen Mitte den Körper trägt. Indem nun ein Fuß, etwa der rechte Hinterfuß, vom Boden gehoben und die Wirbelsäule seitlich so gekrümmt wird, daß sich der Querbalken um sein linkes unterstütztes Ende kopfwärts dreht, kommt der rechte Fuß ein gutes Stück nach vorn. Gleichzeitig kann auf dieselbe Weise durch entsprechende Krümmung des vorderen Teiles der Wirbelsäule der linke Vorderfuß um ebensoviel nach vorn gebracht werden. Darauf wiederholen sich beide Drehungen in entgegengesetztem Sinne, und die andern beiden Füße rücken vor. Die Krümmungen der Wirbelsäule werden durch Bewegungen des Halses und des Schwanzes zu Schlängelbewegungen ergänzt, die ihrerseits einen Antrieb nach vorn gewähren. Da die

[1] Vgl. Saville Kent: Bipedal locomotion in Lizards. Phil. Transact. roy. Soc. Lond. **3**, 832—871 (1881).

[2] D'Arsonval: Traité de physique biol. **1**, 247. Paris 1901.

[3] Braus: Lehrb. d. Anat., S. 406.

beiden diagonalstehenden Beine bei dieser Bewegung gleichzeitig tätig sind, entspricht die Fußfolge der beim Trabe der vierfüßigen Säugetiere.

Von den fußlosen Ophidiern sagt Braus[1], daß sie sich auf dieselbe Weise blitzschnell fortbewegten, indem die einzelnen Rippenpaare die Rolle der querstehenden Unterstützungsbalken übernähmen. Zu dieser Annahme scheint eine Verwechslung oder Vermengung von zwei verschiedenen Fortbewegungsarten der Ophidier geführt zu haben. Erstens nämlich können sich die Schlangen allerdings recht schnell durch schlängelnde Bewegungen des ganzen Körpers fortbewegen[2]. Dabei ist es aber der seitliche Widerstand, den die Wellenbewegung des schlängelnden Körpers am Boden findet, der den Antrieb gibt. Zweitens können sich die Schlangen auch mit Hilfe ihrer Rippen, sozusagen mit jedem Rippenpaar schreitend fortbewegen, wie es Owen sehr anschaulich beschreibt. Diese Bewegung ist aber langsam und geht ohne Krümmungen der Wirbelsäule vor sich.

Bei den ungeschwänzten Batrachiern, den Fröschen und Kröten, sind zwei Gangarten zu unterscheiden: vierbeiniges Kriechen und zweibeiniges Springen. Das Kriechen könnte auch als Gehen bezeichnet werden, aber der Körper wird dabei nicht immer ganz frei über dem Boden getragen. Das Springen ist namentlich bei den Fröschen ausgebildet, die, wenn sie flüchten, weite Strecken mit einer Reihe schnell aufeinanderfolgender Sprünge zurücklegen. Diese Gangart unterscheidet sich von dem Lauf anderer Tiere, auch wenn dieser ebenfalls aus einer Reihe von Sprüngen besteht, dadurch, daß der Körper nach jedem Sprunge einen Augenblick zur Ruhe kommt. Dies geschieht aus dem Grunde, daß der Frosch nur aus der Hockstellung mit ganz aufeinandergelegten Gliedmaßen der Hinterbeine springen kann, und daß er nach dem Herunterkommen vom Sprunge Zeit bedarf, um diese Bereitschaftsstellung anzunehmen.

---

[1] Braus: Lehrb. d. Anat. d. Menschen, S. 407.

[2] Hiervon gibt eine sehr gute Beschreibung Marey im Traité de physique biologique von D'Arsonval, S. 250. Paris 1901.

Fortbewegung auf dem Boden bei Wirbellosen.

Von

W. v. Buddenbrock

Kiel.

Mit 20 Abbildungen.

Zusammenfassende Darstellungen.

Bois-Reymond, R. du: Physiologie der Bewegung. Wintersteins Handb. d. vergl. Physiol. **4** (1914). — v. Buddenbrock: Grundriß der vergl. Physiologie. Gebr. Bornträger 1928. — Hesse-Doflein: Tierbau und Tierleben. Leipzig: Teubner 1910. — Uexkuell, J. v.: Umwelt und Innenwelt der Tiere. Berlin: Julius Springer 1909. — **Wichtigere Einzelarbeiten:** Bethe, A.: Das Nervensystem von Carcinus maenas. Ein anatomisch-physiologischer Versuch. 1. Teil. Arch. mikrosk. Anat. **50** (1897). — Biedermann, W.: Studien zur vergleichenden Physiologie der peristaltischen Bewegungen. 1. Würmer. Pflügers Arch. **102** (1904); 2. Schnecken. Ebenda **107** (1905). — Bovard, I. F.: The transmission of nervous impulses in relation to locomotion of the earthworm. Univ. of California, Publicat. in Zoology **18** (1918). — v. Buddenbrock: Die Schreitbewegungen von Dixippus morosus. Biol. Zbl. **41** (1921). — Demoor: Recherches sur la marche des insectes et des arachnides. Archives de Biol. **10** (1890). — Eggers, Fr.: Zur Bewegungsphysiologie der Nemertinen. 1. Emplectonema. Z. vergl. Physiol. **1** (1924). — Fleischmann, A.: Die Bewegungen des Fußes der Lamellibranchier. Z. Zool. **42** (1883). — Fraenkel, G.: Die Grabbewegung der Soleniden. Z. vergl. Physiol. **6** (1927). — Garrey, W. E. u. A. R. Moore: Peristalsis and coordination in the earthworm. Amer. J. Physiol. **39** (1916). — Herter, K.: Bewegungsphysiologische Studien an dem Egel Hemiclepsis marginata. Z. vergl. Physiol. **7** (1928). — Marcus, E.: Zur Anatomie und Ökologie mariner Tardigraden. Zool. Jb. **53** (System. 1927) — Zur Ökologie und Physiologie der Tardigraden. Ebenda, Abt. allg. Zool. u. Physiol. **44** (1927). — Portmann, A.: Die Kriechbewegung von Aiptasia carnea. Z. Physiol. **4** (1926). — Schiemenz: Mitt. Z. Stat. Neapel. **7**. — Siedentop, W.: Die Kriechbewegung der Actinien und Lucernariden. Zool. Jahrb. Abt. allg. Zool. u. Phys. **44**. Stauffer, H.: Die Lokomotion der Nematoden. Zool. Jb. Syst. **49** (1925). — Stringer, C. B.: The means of locomotion in Planarians. Proc. nat. Acad. Sci. U. S. A. **3** (1917). — Ten Cate, J.: Quelques observations sur la locomotion de l'escargot des vignes. Arch. néerl. Physiol. **7** (1922) — Quelques recherches sur la locomotion des limaces. Ebenda **8** (1923). — Trappmann, W.: Die Muskulatur von Helix pomatia. Z. Zool. **115** (1916). — Uexkuell, J. v.: Der Blutegel. Z. Biol. **46**, (1905). — Vles, F.: Sur les ondes pedieuses des Mollusques raptateurs. C. r. Acad. Sci. Paris **145** (1907). — Voelkel, H.: Die Fortbewegungen des Flußkrebses. Pflügers Arch. **149** (1922). — Weber, H.: Über arythmische Fortbewegung bei einigen Prosobranchern. Z. vergl. Physiol. **2** (1925).

Die Bewegungen der Wirbellosen auf dem Boden oder bei grabenden Formen im Boden beruhen auf einer Reihe sehr verschiedener Prinzipien. Man kann unterscheiden: Bewegungen durch Veränderung der Oberflächenspannung, durch Cilien- oder Geißelschlag, durch Schleimabsonderung und durch Muskelbewegung. Dieses letzte Prinzip ist das bei weitem wichtigste, da die Bewegungen aller höheren Tiere allein auf ihm beruhen. Es läßt sich aber auch bis zu den niedersten Tieren, den Protozoen herab verfolgen. Die Cilienbewegung durch Cilien ist nur für recht kleine Tiere möglich und ist daher im wesentlichen auf die niedere Tier-

welt des Wassers beschränkt. Die Bewegung durch Veränderung der Oberflächenspannung ist nur bei einer einzigen Protozoenklasse, nämlich den Rhizopoden zu finden.

Die Vorstellung, daß Amöben und ähnliche Formen sich auf diese höchst abweichende Art bewegen, hat zur Voraussetzung, daß ihr Körper einen nahezu flüssigen Aggregatzustand besitzt, und also den Flüssigkeitsgesetzen unterworfen ist. Geht man bei einer solchen Amöbe von einem ideellen Ruhezustand aus mit kreisförmiger Aufsicht, und nimmt an, daß sich die zuvor allseitig gleiche Oberflächenspannung an einer bestimmten Stelle vermindert, so muß der durch die Oberflächenspannung erzeugte Innendruck den Weichkörper an eben dieser Stelle hervorpressen. Es entsteht also ein Pseudopodium unter gleichzeitiger Verkleinerung des übrigen Leibes. Dauert der Prozeß der Spannungsverminderung an der jeweiligen Spitze des Pseudopodiums an, so fließt die Amöbe als Ganzes in der gegebenen Richtung weiter.

Die Pseudopodiumbildung ist mit einigen charakteristischen Erscheinungen verknüpft. Da die Kugel einen für ihren Inhalt minimale Oberfläche besitzt, so tritt bei der Pseudopodiumbildung mit Notwendigkeit Protoplasma, das bisher im Innern lag, an die Oberfläche, wobei es seine optischen Eigenschaften ver-

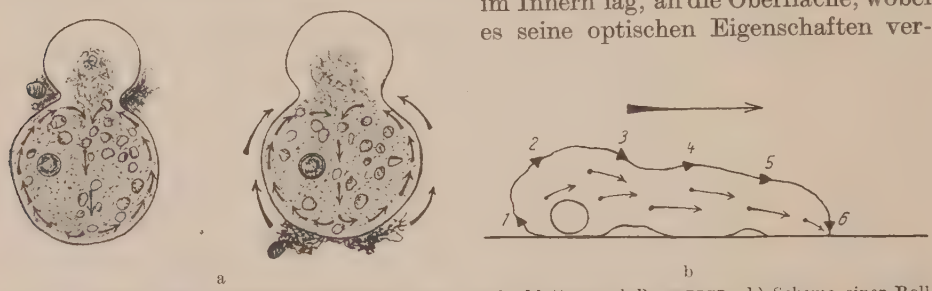


Abb. 117 a und b. Links Ausbreitungsströmung einer Amoeba blattae nach Rhumbler; b) Schema einer Rollbewegung einer Amöbe. 1—5: aufeinanderfolgende Positionen eines oberflächlich angepappten Kohleteilchens. (Aus Spek, dieses Handbuch Bd. 8/1.)

ändert. Es verwandelt sich aus körnigem Entoplasma in hyalines Ektoplasma. Bei den sog. eruptiven Pseudopodien wird zugleich ein Teil des bisherigen Ektoplasmas von vorquellendem Endoplasma überflossen; es gelangt also jetzt in das Innere des Tieres und verwandelt sich vor den Augen des Beschauers in Endoplasma um. Bei allen flüssigeren Amöben sind während der Pseudopodiumbildung deutliche Strömungen zu beobachten. Eine axiale Strömung fließt in der Mitte des Pseudopodiums nach vorn, um an der Spitze desselben umzubiegen und als Randströmung bis zum Hinterende der Amöbe zurückzufließen (Fontänenströmung).

Neben dem hier geschilderten Typus gibt es aber auch Amöben, die eine deutliche Verfestigung ihres Ektoplasmas aufweisen. Man kann sich bei ihnen mit dem Mikromanipulator davon überzeugen, daß sich das Ektoplasma mit Hilfe einer feinen Glasnadel hin und her zerren läßt; es ist also zweifellos von fester Konsistenz. Diese Arten, als deren Typus *Amoeba proteus* gelten kann, besitzen sog. Schlauchpseudopodien. Nur an der Spitze des vorwachsenden Pseudopodiums ist das Protoplasma flüssig und zeigt die beschriebenen Strömungserscheinungen. Wie diese Bewegung zustande kommt, ist letzten Endes nicht völlig geklärt.

Endlich gibt es Amöben, die die sog. Rollbewegung zeigen. Das Tier rollt über den Boden wie ein Rad. Wenn auf seiner verfestigten Oberfläche sich irgendwelche Fremdkörper anhaften, kann man es beobachten, wie sie allmählich von hinten nach vorn vorwandern, um auf der Unterfläche den umgekehrten

Weg zurückzulegen. Auch diese interessante Bewegungsform, die letzten Endes wohl auf innere Plasmaströmungen zurückgeführt werden muß, kann ebenfalls noch nicht für geklärt gelten (s. Abb. 117 b).

Eine ebenfalls noch recht undurchsichtige Angelegenheit ist das Sichzurückziehen der Pseudopodien, also die dem Vorwachsen entgegengesetzte Phase. Während früher wohl im allgemeinen angenommen wurde, daß hier eine aktive Kontraktion vorliegt, treten neuere Autoren (Spek) dafür ein, daß dieser Prozeß lediglich die Folge davon ist, daß an anderer Stelle ein Pseudopodium vorwächst. Das Zurückziehen eines Pseudopodiums ist also eigentlich ein Eingesaugtwerden. Daß auf diesem Wege erhebliche Kraftäußerungen zustande kommen können, zeigen unbeschalte und beschalte Amöben, die eine senkrechte Glaswand hinauflaufen.

Je nach der Spezies kann die Zahl und die Form der Pseudopodien außerordentlich verschieden sein.

Manche Arten, wie *Amoeba limax*, bilden nur ein einziges Pseudopodium, welches die ganze Breite des Körpers einnimmt. Bei anderen treten sie zahlreich auf, gleichzeitig nach den verschiedensten Seiten ausfließend, wobei die Gesamtbewegung des Tieres die Resultante der vielen Teilbewegungen ist. Es finden sich ferner alle Übergänge von breit lappenförmigen Pseudopodien bis zu beinahe fadenförmigen, jede für ihre Art charakteristisch. Eine ausführlichere Darstellung findet sich in Bd. 8, 1.

Eine noch bedeutend seltenere Art der *Fortbewegung* ist die *durch Ausstoßung von Schleimfäden*. Sie ist bei gewissen Gregarinen zu beobachten, die sich im mikroskopischen Präparat ohne äußerlich erkennbare Gestaltveränderung langsam von der Stelle schieben. Nach der Auffassung von Schewiakoff geschieht dies durch reichliche Absonderung eines im Wasser rasch erstarrenden Schleimes, der in besonderen Längsfurchen der Cuticula zutage tritt. Indem der Schleim mit der Unterlage verklebt und vorn dauernd erneuert wird, entsteht eine ständig wachsende Gallertsäule, welche das Protozoon allmählich vorwärts schiebt.

Die Fortbewegung auf dem Boden mit Hilfe von Cilien findet sich bei zahlreichen Kleinlebewesen des Wassers wie kriechenden Infusorien, Rotatorien, Gastrotrichen, Planarien, Nemertinen und Schnecken.

Unter den Infusorien findet man typische Kriechformen hauptsächlich in den Familien der Hypotrichen und der Holotrichen. Charakteristisch für alle diese Arten ist, daß die zum Kriechen dienende sog. Bauchfläche flach, der Rücken dagegen gewölbt ist. Ferner ist nur die Bauchfläche bewimpert, während die Rückenfläche entweder gänzlich kahl oder nur mit spärlichen Tastcilien bedeckt ist. Bei den kriechenden Holotrichen ist entweder die ganze Bauchfläche bewimpert oder doch große Teile von ihr. Die Hypotrichen besitzen zum Unterschied nur eine geringe Zahl charakteristisch angeordneter Cirren, die aus zahlreichen verklebten Cilien bestehen. Sie laufen auf diesen Cirren wie auf richtigen Beinchen. Die Cirren vollführen ihre Schritte zweifellos in einer bestimmten Reihenfolge, ihre Bewegung ist also eine koordinierte. Jede Cirre hat je nach ihrer Stellung auf der Bauchfläche ihre gesonderte Aufgabe; so dienen die auf dem Stirnfeld befindlichen zum Vorwärtsziehen, die sog. Aftercirren als Nachschieber. Die Koordination, die am normalen Tiere zu beobachten ist, läßt sich durch bestimmte Schnitte aufheben, woraus amerikanische Forscher auf die Existenz eines leitenden neuromotorischen Systems geschlossen haben.

Das Laufen auf den Wimpern ist, wie schon gesagt, auch unter den niederen Würmern weitverbreitet. Die mikroskopisch kleinen Gastrotrichen haben von ihrer ventralen Bewimperung sogar den Namen. Unter den Turbellarien sind

vor allem die Monoceliden und Otoplaniden zu nennen, deren Wimperkleid ebenfalls vorzugsweise auf dem Bauche entwickelt ist. Wenngleich genauere experimentelle Untersuchungen über die Art der Fortbewegung dieser Tiere noch fehlen, kann es doch gar keinem Zweifel unterliegen, daß sie sich genau so bewegen wie die auf Wimpern laufenden Protozoen. Unter den Rädertieren sind als kriechende Formen die Vertreter der Gattungen *Adineta*, *Notommata* und *Lepadella* zu nennen. Bei ihnen ist das ventral verlagerte Räderorgan zum Kriechorgan umgewandelt. Ein Laufen auf den Wimpern kommt ferner bei vielen Archianneliden vor: *Protodrilus*, *Trilobodrilus*, *Nerilla*, bei gewissen Oligochäten, wie *Aeolosoma;* endlich sind mindestens die kleinen bzw. jungen Nemertinen mit einiger Sicherheit hierherzurechnen. Von besonderem Interesse ist es, daß sich auch viele kleine Wasserschnecken auf diese Art zu bewegen scheinen: *Hydrobia*, *Physa*, junge *Limnaeen*. Mindestens werden zugunsten dieser Anschauung die folgenden Punkte angeführt: Fehlen irgendwelcher sichtbaren Kontraktionswellen auf der Kriechsohle und Fehlen von Schleimausscheidungen. Noch beweisender erscheint der Umstand, daß kleine Partikelchen, die zufällig unter die bewimperte Sohle geraten sind, an ihrem Hinterende mit einem gewissen Schwung fortgeschleudert werden.

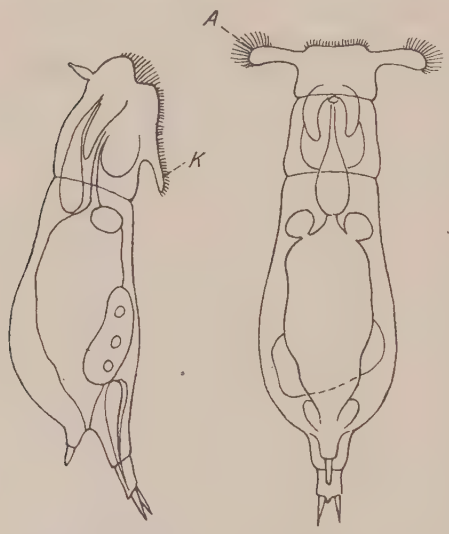


Abb. 118. Kriechendes Rädertier: Notommata copeus. Links Seitenansicht, rechts Dorsalansicht. *A*. Aurikel mit Schwimmcilien; *K*. Kinn mit Kriechcilien. (Nach Harring und Myers aus Remane.)

Interessant ist es, daß bei manchen der vorgenannten Würmer echte Cirren auftreten, wie wir sie sonst nur bei den hypotrichen Infusorien kennen. Sie sind nachgewiesen bei dem Rädertier *Brycella*, dem Gastrotrichen *Xenotrichula* und dem Archianneliden *Diurodrilus* (Remane).

Bei den meisten Rädertieren wird ein und dasselbe Wimperfeld nach Bedarf zum Kriechen oder zum Schwimmen verwendet (*Dicranophorus*, *Encentrum*); es gibt aber auch Beispiele dafür, daß Schwimmwimpern und Laufwimpern räumlich voneinander getrennt sind, wobei das sog. Bukkalfeld hauptsächlich zum Laufen, die Seitenbüschel zum Schwimmen gebraucht werden.

Der Mechanismus der Laufbewegung auf den Cirren konnte von Remane gut bei dem Rädertier *Brycella* beobachtet werden. Genau wie beim Schwimmen wird die Cirre nur wenig gekrümmt von vorn nach hinten geschwungen, wobei sie den Körper nach vorn bewegt. Die entgegengesetzte Phase geschieht dagegen unter starker Einkrümmung der Cilie, wobei sie vom Boden abgehoben wird.

Abgesehen von den besprochenen Kleinformen gibt es auch eine Reihe ansehnlicherer Würmer, deren Oberfläche völlig mit Cilien bedeckt ist. Hierzu gehören die größeren Turbellarien und die zum Teil meterlangen Nemertinen. Ihre normale Fortbewegung ist eine gleitende, bei der irgendwelche Muskelwellen nicht zu entdecken sind. Bis vor kurzem wurde daher auch für diese Tiere eine Fortbewegung mit Hilfe ihrer Cilien angenommen. Durch neuere Arbeiten ist indessen diese Meinung einigermaßen erschüttert worden (C. B. Stringer). Behandelt man Turbellarien mit Giften, welche die Cilien zum Stillstand bringen,

aber nicht auf die Muskeln einwirken (Lithiumchlorid $^{m}/_{45}$, 18—24 Stunden), so setzt der Wurm seine gleitende Bewegung ungestört fort. Solche Chemikalien dagegen, die die Muskeln lähmen, ohne die Cilien zu schädigen (Magnesiumchlorid $^{m}/_{7}$—$^{m}/_{9}$, $1^{1}/_{2}$—$2^{1}/_{2}$ Stunden) bringen die Bewegung nahezu zum Stillstand. Die gleitende Bewegung der Turbellarien und wahrscheinlich auch die der Nemertinen ist also wohl auf ein makroskopisch nicht sichtbares Spiel der Muskeln zu beziehen. Die Cilien dienen vermutlich der Atmung und haben an der Lokomotion keinen Anteil.

Die Fortbewegung mit Hilfe von Muskeln ist bedeutend weiter verbreitet als die durch Cilien, notwendigerweise schon deswegen, weil sich die erstgenannte Art auf Wassertiere beschränken muß.

Theoretisch läßt sich verhältnismäßig wenig über die Ortsbewegung durch Muskelkraft sagen. Am Beispiele eines im Gestein kletternden Mannes kann man sich leicht klarmachen, daß es für eine solche Bewegung prinzipiell zwei Möglichkeiten gibt: Man kann irgendeinen Halt vor dem Körper suchen und denselben nachziehen, oder man findet den Halt hinten und stemmt den Körper ab. Auf diese beiden Fälle lassen sich alle Fortbewegungen am Boden, so verschieden sie auch auf den ersten Blick erscheinen, zurückführen. Die sich bietende Mannigfaltigkeit läßt sich natürlich in ein gewisses System einordnen. So kann man unterscheiden zwischen einer Bewegung mit und ohne Extremitäten; im letzten Falle liegt entweder eine Bewegung durch kontinuierlich über den Körper hinlaufende Muskelwellen vor oder eine schrittweise Bewegung usw. Aber diese Feststellungen besitzen kaum einen großen wissenschaftlichen Wert, da sich die verschiedensten Bewegungen vielfach bei nahe verwandten Tieren finden. Die Lokomotion hat stets adaptiven Charakter.

Es erscheint daher nützlicher, sogleich die einzelnen Tierstämme zu betrachten. Bei den Protozoen findet sich eine Vorwärtsbewegung durch Muskelkontraktionen nur unter den Gregarinen, die vielfach ein System von Ring- und Längsmuskelfibrillen besitzen, mit deren Hilfe sie eine peristaltische Wellenbewegung, ähnlich derjenigen der Regenwürmer, ausführen (Monocystiden). Wo sonst noch bei freibeweglichen Protozoen Muskelfibrillen vorkommen, dienen sie nicht der Vorbewegung, sondern nur deren Hemmung. So gibt es gewisse kriechende Infusorien (*Trachelocerca*), die auf ihrem ventralen Cilienkleid einhergleiten, ihre Muskelfibrillen dagegen heftig zusammenziehen, sobald sie vorn einen störenden Reiz empfangen.

Unter den Metazoen sind die Nesseltiere bekanntlich die ersten, welche überhaupt Muskeln besitzen; die Spongien entbehren ihrer noch ganz. Die weitaus überwiegende Mehrzahl aller Nesseltiere ist freischwimmend oder festgewachsen. Immerhin gibt es aber auch einige, die sich, wenn auch langsam, kriechend fortbewegen können. An erster Stelle sind hier die Seerosen oder Actinien zu nennen, die mit ihrer fleischigen Sohle dem Untergrunde aufsitzen. Wenn man eine Actinie mechanisch reizt, so entflieht sie nach einer gewissen Latenzzeit in einer dem Reiz entgegengesetzten Richtung. Beobachtet man die Sohle einer auf einer Glasscheibe kriechenden Actinie von unten, so gewahrt man, daß von der Reizstelle aus quer zur Bewegungsrichtung des Tieres eine Anzahl von Wellen laufen. Es handelt sich folglich um eine ganz ähnliche Erscheinung, wie wir sie später beim Schneckenfuß kennenlernen werden. Welche Muskeln am Spiel dieser Wellen im einzelnen beteiligt sind, ist noch unbekannt und auch sehr schwer zu erforschen (vgl. auch dies. Handb. 9, 811). Die Geschwindigkeit der Kriechbewegung ist bei den einzelnen Arten recht verschieden. Relativ schnell bewegt sich *Anemone sulcata*, die an einem Tage etwa 20 cm zurücklegen kann, viel langsamer ist *Actinia equina*; die Ostseeform von *Tealia crassicornis* ent-

flieht auf Reize überhaupt nicht, sondern kontrahiert sich nur zu einer flachen Scheibe.

Während die meisten Actinien in der hier geschilderten Weise auf ihrer Fußsohle quer zu ihrer morphologischen Hauptachse kriechen, bewegt sich die neuerdings von Portmann untersuchte *Aiptasia carnea* in Richtung derselben. Lokomotorisch tätig sind die Ringmuskeln des Mauerblatts und die starken Längsmuskeln der Septen. Die Bewegung beginnt mit einer Kontraktion der Ringmuskeln am Vorderende und setzt sich in dieser Form bis über die Mitte des Körpers fort. Es tritt aber hierbei noch keine Streckung des Körpers ein, sondern nur eine blasige Anschwellung des Hinterendes, das sich mit Hilfe der Schleimdrüsen des Fußrandes am Boden festklebt. Hierauf tritt eine Verkürzung der Längsmuskeln ein mit dem Erfolg, daß das Vorderende an das fixierte Hinterende herangeholt wird. Dies ist die erste Phase der Bewegung. In der zweiten sofort anschließenden beobachtet man zunächst eine Aufblähung des Vorderendes, die sich nach hinten fortsetzt und zu einer Entlastung der hinteren Blase führt. Gleich darauf beginnt aber die gesamte Ringmuskulatur unter gleichzeitiger Erschlaffung der Längsmuskeln sich mäßig zu kontrahieren. Dies bedingt naturgemäß eine Streckung des Körpers nach hinten und damit ist die zweite Phase der Bewegung beendet. Die Bewegung ist auch hier sehr langsam; selbst größere Tiere legen in einer halben Stunde nur etwa 10—20 mm zurück.

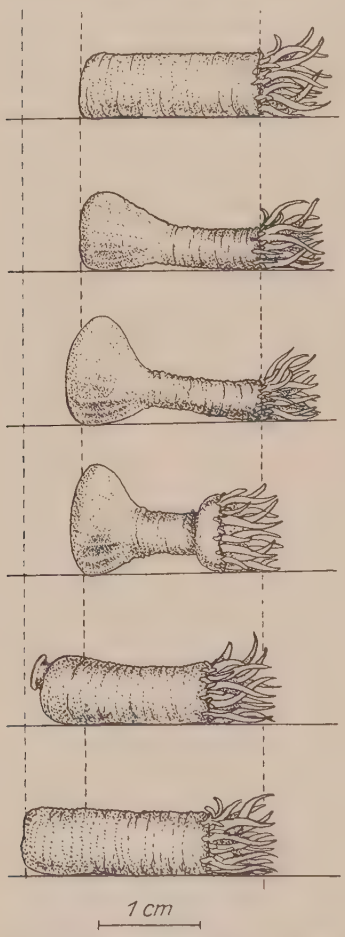


Abb. 119. Kriechbewegung der Actinie Aiptasia. (Nach Portmann.)

Bei keiner der genannten Arten ändert sich die Bewegung nach Abtrennung des Vorderendes. Es handelt sich also vermutlich nicht um ein Geschehen, das von einem besonderen Nervenzentrum geleitet wird, sondern nur um eine Koordination mit Hilfe eines sehr spezialisierten Nervennetzes (Portmann, Siedentop).

Wie schon dem alten Trembley bekannt war, bewegt sich der Süßwasserpolyp Hydra, indem er sich abwechselnd mit der Fußscheibe und den Tentakeln festheftet (s. Abb. 120). Der Leib wird nach jedem derartigen Fixieren des einen Endes am anderen vom Boden losgelöst und im Bogen langsam herumgeschwungen. Das Festkleben der Tentakel geschieht nicht durch einfache Klebdrüsen, sondern, wie es scheint, durch besonders entwickelte Nesselkapseln, die Glutinanten, deren ausschnellender Faden nur kurz, aber außerordentlich klebrig ist. Eine ähnliche Ortsbewegung mit Hilfe sich anklebender Tentakel vollführen auch gewisse Medusen (*Eleutheria*) und manche Scyphozoen (*Lucernaria*).

Turbellarien. Es wurde bereits erwähnt, daß die Ortsbewegung mindestens der größeren Strudelwürmer nicht durch Cilien, sondern durch eine makroskopisch nicht sichtbare Wellenbewegung der ventralen Muskeln zu erfolgen scheint.

Abgesehen von dieser gleitenden Vorbewegung kann man, besonders nach Reizung, aber auch noch anderes beobachten. So zeigen die Polycladen (*Planocera*, *Phylloplana*, *Leptoplana*) nach OLMSTED mitunter eine sog. ditaxische Bewegung, die sonst nur bei manchen Schnecken vorkommt. Es werden hierbei beide Körperseiten abwechselnd vorgeschoben. Zunächst löst sich der Vorderrand der einen Hälfte vom Boden los und streckt sich vor; hierauf erfolgt eine Kontraktion der Längsmuskeln dieser Seite und ein Nachziehen des Körpers. Nunmehr beginnt dasselbe Spiel auf der anderen Seite.

Unsere Bachtricladen zeigen nichts Ähnliches; aber auch sie verfügen über eine besondere Fortbewegungsart, wenn es gilt, einem schädlichen Reize zu entfliehen. Reizung eines solchen Tieres am Hinterende oder in der Mitte hat eine sofortige Kontraktion der Längsmuskeln zur Folge, die stets am Kopf beginnt und sich wellenförmig über den ganzen Körper fortsetzt. Es ist dies natürlich nur unter der Voraussetzung wirksam, daß sich der Kopf festsaugt, so daß der gereizte Hinterkörper nach vorn gezogen wird. Auf diese Verkürzungswelle folgt sogleich eine Verdünnungswelle, die den sich loslösenden Kopf und hernach

Abb. 120. Fortbewegungsarten einer Hydra. (Nach TREMBLEY.)

den Körper nach vorn verschiebt. Von einigem Interesse ist es, daß genau das gleiche geschieht, wenn man den Wurm am Kopfe reizt. Er ist durchaus unfähig, nach hinten zu kriechen. Es bleibt ihm daher nichts übrig, als durch Wenden des Kopfes eine neue Bewegungsrichtung einzuschlagen und mittels der genannten Bewegungsart schleunigst zu enteilen.

Auch bei den *Nemertinen* erscheint vorläufig diese Fluchtreaktion auf schädliche Reize hin als das Bemerkenswerteste. Sie wurde indessen bereits in dies. Handb. 9, 817 ausführlich beschrieben.

Bei den kriechenden Rädertieren ist die sog. „egelartige" Kriechbewegung sehr weit verbreitet, die darin besteht, daß der Körper abwechselnd hinten festgeheftet wird, sich hierauf in die Länge streckt, sich vorn anheftet, hinten losläßt und sich verkürzt. Das Festheften am Hinterende geschieht stets durch Klebdrüsen, die an zwei griffelförmigen Fortsätzen, den sog. Zehen, nach außen münden. Vorn verankert sich der Körper entweder durch Festsaugen (Bdelloidea) oder ebenfalls durch Festkleben (Seisonidea). Die egelartige Bewegung kann auch mit dem Wimperlauf in eigentümlicher Weise verquickt sein. So läuft das Rädertier *Adineta* vorn kontinuierlich auf seinen Wimpern, der Hinterkörper aber folgt ruckweise. Der Leib streckt sich, solange das Hinterende festgeklebt ist, und verkürzt sich, wenn es losläßt.

Nematoden. Die Bewegungsphysiologie der Nematoden ist früher fast vollständig vernachlässigt worden. Erst als man begann, sich für die zahlreichen aberranten, freilebenden Nematoden zu interessieren, erkannte man, daß gerade diese Wurmgruppe auch an merkwürdigen Bewegungsarten besonders reich ist (Stauffer).

Bestimmend für die Bewegungsart der Nematoden ist das vollständige Fehlen einer Ringmuskulatur; ferner haben sie alle die übereinstimmende Tendenz, ihren Körper vorwiegend dorsoventral zu krümmen, während die seitlichen Krümmungen meist sehr gering sind. Worauf diese letzte Eigentümlichkeit beruht, ist nicht hinlänglich geklärt.

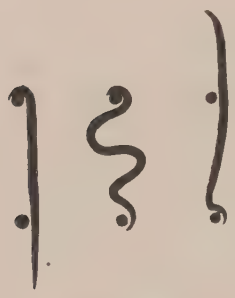


Abb. 121. Unregelmäßige Krümmbewegungen eines Nematoden. Die beiden schwarzen Kreise sind feste Punkte, an denen das Tier sich abstemmt. (Nach Stauffer.)

Als die einfachste Bewegungsform der Nematoden erscheint die sog. unregelmäßige Krümmbewegung (Stauffer). Sie besteht ganz einfach darin, daß der sich windende Körper sich von irgendwelchen festen Punkten seiner Umgebung abstößt, wobei es sowohl zu einem Nachziehen des vorn verankerten Körpers als auch zu einem nach vorn Abstemmen des hinten fixierten kommen kann (s. Abb. 121). Eine nennenswerte Verlängerung des Leibes findet in keiner Phase dieser Bewegung statt. Eine Variante derselben ist die Gleitbewegung, mit Hilfe derer sich viele zwischen Algen lebende Nematoden durch das Pflanzengewirr hindurchschlängeln. Der bisher geschilderte Bewegungstypus kommt hauptsächlich solchen Nematoden zu, die in ihrer äußeren Körperform mit den bekannten Parasiten übereinstimmen; sie sind glatt und entbehren aller besonderen Haftapparate.

Bei den aberranten Formen kann man zunächst die auf wechselnder Verkürzung und Verlängerung des Körpers beruhende Bewegung der erdbewohnenden Hoplolaimiden unterscheiden. Diese Tiere besitzen eine sehr stark geringelte Cuticula, bei der die Kanten der Ringel schräg nach hinten gerichtet sind. Zwischen den einzelnen Ringeln ist die Cuticula sehr elastisch. Dieser Umstand erlaubt es, daß die gleichzeitige Kontraktion aller Längsmuskeln den Körper bis um 45% verkürzt, während er zugleich um ca. 10% an Dicke zunimmt. Bei dieser ersten Bewegungsphase wird das Hinterende nach vorn gezogen. Die hierauf einsetzende Streckung kann, da ja alle Ringmuskeln fehlen, wohl nur durch die elastischen Kräfte der Cuticula und der Gewebe bedingt sein. Sie bewirkt ein Sichverlängern des Körpers nach vorn. In beiden Phasen leisten die nach hinten gerichteten Ringelkanten dasselbe wie die Borsten des Regenwurmes; sie verhindern das Rückwärtsgleiten des Körpers.

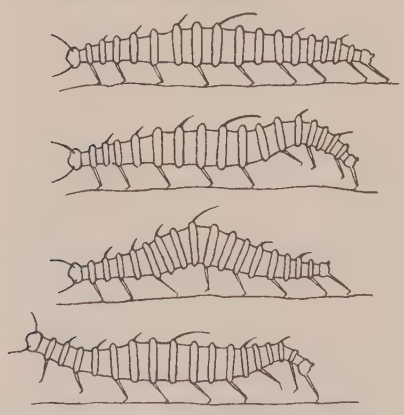


Abb. 122. Ortsbewegung eines Desmoscoleciden. Das Tier kriecht von rechts nach links; die Bilder folgen einander von oben nach unten. (Nach Stauffer.)

Noch seltsamer ist die Bewegung derjenigen Nematoden, deren Körper mit lokomotorischen Borsten besetzt ist. Die marinen Desmoscoleciden tragen ihre lokomotorischen Anhänger merkwürdigerweise auf dem Rücken, auf dem sie daher auch kriechen müssen. Die Bewegung beginnt damit, daß sich der hintere Teil des Körpers ventral einkrümmt, so daß das Körperende nach vorn gezogen wird.

Diese den Körper verkürzende Einkrümmung pflanzt sich als eine Welle von hinten nach vorn bis zum Kopfe fort. Man kann also sagen, daß sich der Wurm mit Hilfe seiner Borsten von hinten nach vorn vom Boden abstemmt. Die Borsten selbst haben einen sehr eigentümlichen Bau. Sie zerfallen in einen langen basalen, röhrenförmigen Abschnitt, der zugleich der Ausführgang einer Klebdrüse ist, und ein kürzeres, beweglich abgesetztes Endstück. Eine aktive Beweglichkeit kommt indessen den Borsten nicht zu.

Als letzte Gruppe seien die Chätosomatiden besprochen. In der Ruhelage zeigen sie eine sehr charakteristische Krümmung des Vorderleibes. Sie halten sich dabei mit dem Kopf und dem hinteren Teil der Bauchfläche fest, das ziemlich dicht mit eigentümlichen Haftröhrchen besetzt ist. Wenn sich das Tier bewegen will, streckt es zunächst den Kopf weit vor, heftet ihn wieder an und löst nun die ventralen Haftröhrchen in der Richtung von vorn nach hinten von der Unterlage ab. Hierauf wird der Körper energisch dorsalwärts eingekrümmt, so daß der Hinterleib scharf nachgezogen wird. Die Haftröhrchen werden, mit dem hintersten beginnend, wieder auf die Unterlage aufgesetzt. Das oberste und letzte Bild zeigt endlich eine Suchbewegung des Kopfes nach einem neuen Halt.

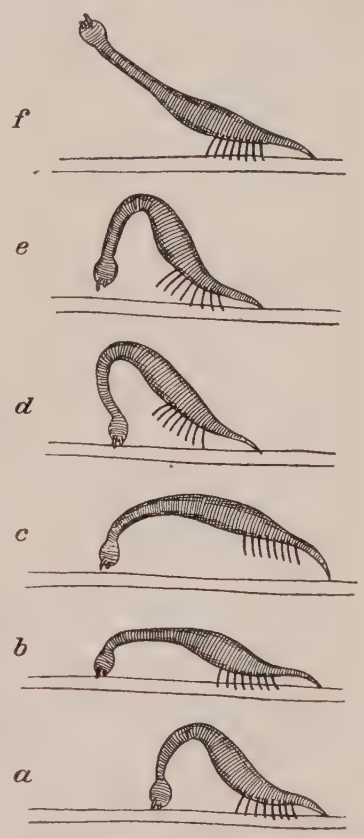


Abb. 123 a bis f. Ortsbewegung eines Chätosomatiden. (Nach STAUFFER.)

Anneliden. Der Regenwurm liefert das Musterbeispiel einer sog. peristaltischen Wellenbewegung, die durch abwechselnde Kontraktion der Längs- und Ringmuskeln in jedem Segment erzeugt wird. Am besten kann man sich an der Hand des beigefügten Diagramms über die Vorgänge im einzelnen klar werden. Die Vorwärtsbewegung beginnt damit, daß vom Kopfe an die vordersten Segmente ihre Ringmuskeln kontrahieren und ihre Längsmuskeln erschlaffen lassen (Verdünnungswelle). Durch diesen ersten Vorgang wird der Kopf ein Stück nach vorn verschoben (2). Wenn die Verdünnungswelle, die über den ganzen Körper hinzieht, den Punkt B erreicht hat, beginnt am Vorderende die antagonistische Verdickungswelle: die Längsmuskeln kontrahieren sich und die Längsmuskeln erschlaffen. Da die nach hinten gerichteten Chitinborsten ein Zurückgleiten des Kopfes verhindern, wird der Punkt B an A herangeholt. Diese Verkürzung des Vorderendes kann ohne großen Energieaufwand erfolgen, denn zu gleicher Zeit gleitet über den benachbarten Abschnitt $B-C$ die Verdünnungswelle. Der Abstand zwischen A und C verändert sich also nicht, nur Punkt B wechselt in ihm seine Lage. In der anschließenden Zeit streckt sich $A-B$ von neuem, während $B-C$ von der Verdickungswelle und $C-D$ von der Verdünnungswelle ergriffen wird. Der Fortgang braucht nicht geschildert zu werden; man sieht, wie beide Wellen allmählich über den ganzen Körper hingleiten, auch erkennt man, daß in jedem Moment zwei bis drei Verdickungswellen gleichzeitig zu sehen sind.

Der Wurm kann genau so gut rückwärts wie vorwärts kriechen. In diesem zweiten Falle stellen sich die Borsten nach vorn um, und die Bewegung beginnt am Hinterende; sonst bleibt alles beim alten.

Neben dieser normalen Fortbewegungsart verfügt der Regenwurm noch über zwei weitere. Der Regenwurm ist in seinen Bewegungen durchaus dem Leben in seinen engen unterirdischen Röhren angepaßt. Wenn er in seiner Röhre liegt, und es trifft ihn am Vorderende ein starker Reiz, so entzieht er sich demselben durch den sog. Zuckreflex. Derselbe besteht darin, daß nahezu gleichzeitig in allen Segmenten die Verkürzung der Längsmuskeln eintritt, während die Sperrborsten nach vorn umgelegt sind. Infolgedessen wird der Wurm ein großes Stück in seiner Röhre nach hinten gezogen. Die dritte erst sehr wenig studierte Bewegungsart des Regenwurms ist anscheinend eine spezielle Anpassung an seinen Hauptfeind, den Maulwurf. Wenn dieser die Erde aufwühlt,

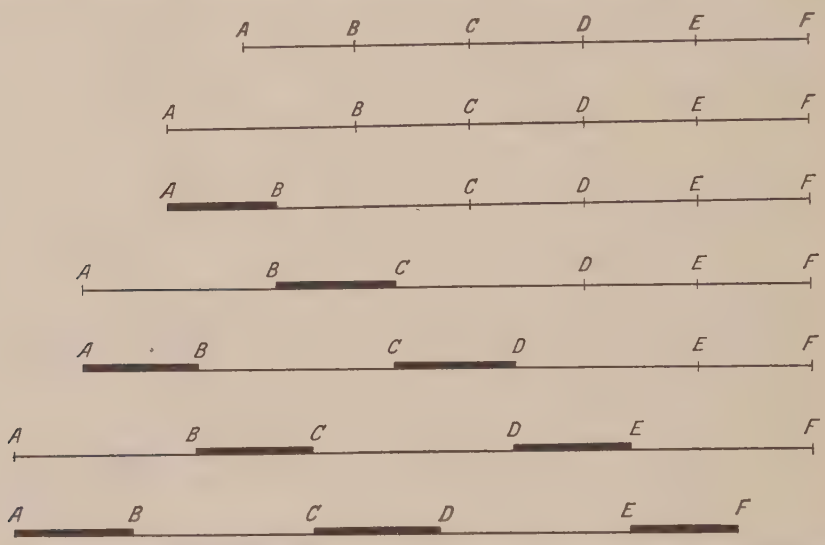


Abb. 124. Schema der Bewegung eines Regenwurms. Die dicken Striche bedeuten die in Verkürzung befindlichen Segmente des Wurmes. Original.

entfliehen die Regenwürmer aus ihren sicheren Versteck auf die freie Erdoberfläche. Sobald sie ins Freie gelangt sind, enteilen sie mit bedeutender Geschwindigkeit, indem sie durch abwechselnde Kontraktion der dorsalen und ventralen Längsmuskeln senkrechte Wellen bilden, deren Spitzen lediglich den Boden berühren. Dieser interessante Vorgang ist indessen nur ein einziges Mal von Eisig in Neapel beobachtet worden. Das nervöse Geschehen, welches die Bewegungen des Regenwurms bedingt, ist an anderer Stelle geschildert worden. Hier sei nur nachgetragen, daß in jedem Segment Längs- und Ringmuskeln strenge Antagonisten sind. Garrey und Moore wiesen dies dadurch nach, daß sie einige Segmente dorsal aufschnitten. Man sieht dann, daß der Spalt sich erweitert, wenn die Längsmuskeln sich strecken, die sich jetzt verkürzenden Ringmuskeln ziehen nämlich seine Ränder auseinander. Umgekehrt verengert er sich, wenn sich die Längsmuskeln zusammenziehen.

Von der Bewegungsart der Regenwürmer ist diejenige der Egel leicht abzuleiten. Der Hauptunterschied besteht darin, daß die beiden Wellen, die Verdünnungs- und die Verdickungswellen zeitlich völlig gesondert sind. Erst nachdem sich sämtliche Segmente in die Länge gestreckt haben, beginnt die

Kontraktion der Längsmuskeln, die aber jetzt auch wiederum alle Segmente umfaßt. Diese Bewegungsart ist viel fördernder, setzt aber auch ein viel größeres Maß von Muskelarbeit voraus. Sie ist geeignet für einen Blutsauger, dem zum Überfall auf sein Beutetier meist nur eine sehr kurze Zeit zur Verfügung steht.

Die Bewegung des Rumpfes ist in interessanter Weise abhängig von der Tätigkeit der endständigen Saugnäpfe. Festhaften des vorderen Saugnapfes bedingt Verkürzung der Längsmuskeln, Festhaften des hinteren hat das Eintreten des Verdünnungsreflexes zur Folge (vgl. dies. Handb. 9, 820, Abb. 156).

Im Gegensatz zu dem an der genannten Stelle geschilderten medizinischen Blutegel zeigt der neuerdings von HERTER eingehend studierte *Hemiclepsis marginata* je nach den Umständen vier verschiedene Bewegungsarten. Sie unterscheiden sich voneinander durch die Art und Weise, in welcher nach der Streckung des Leibes der hintere Saugnapf an den vorderen herangeholt wird. Es kann dies entweder so geschehen, daß der sich verkürzende Körper ohne jede Dorsalkrümmung gewissermaßen über den Boden geschleift wird (*a*), wobei eine gleichmäßige Verkürzung aller Längsmuskeln eintritt. Oder der Körper behält seine Länge nahezu bei und krümmt sich nur zu einem hohen Bogen auf, bis der hintere Saugnapf unmittelbar in die Nähe des vorderen gesetzt werden kann (*b*). Bei dieser Variante bleiben die dorsalen Längsmuskeln nahezu gestreckt; die Bewegung erfolgt fast ausschließlich durch die Kontraktion der ventralen. Die dritte Bewegungsart (*c*) erscheint nur als eine Abschwächung der zweiten; die vierte (*d*) dagegen stellt gewissermaßen eine Kombination dar zwischen *a* und *b*. Der Körper wird erst wagerecht nach vorn gezogen und erst, wenn dies geschehen ist, erfolgt, vorn beginnend, die typische Aufkrümmung. Dieser Modus ist nach HERTER der häufigste.

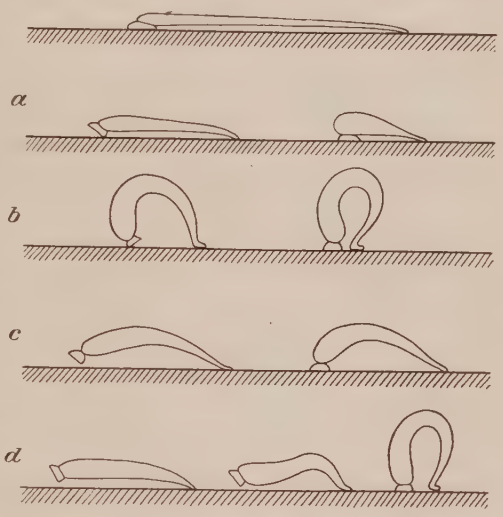


Abb. 125. Ortsbewegung des Egels Hemiclepsis marginata. Oben die gemeinsame Ausgangsstellung. *a* bis *d* 4 verschiedene Varianten des sog. Gehens. (Nach HERTER.)

Bei *Hemiclepsis* wird die Saugwirkung, die an sich das wichtigste Mittel zum Festheften des Körpers ist, unterstützt durch die Ausscheidung eines klebrigen Sekrets. Der Egel vermag sich daher auch an einem Drahtgitter, wenngleich mit einigen Schwierigkeiten, festzuhalten.

Die Ortsbewegung der Polychäten kann am Beispiel von *Nereis diversicolor* erörtert werden. Wie beim Regenwurm läuft beim Vorwärtskriechen eine am Kopf beginnende Welle über den ganzen Körper, aber sie äußert sich nicht in abwechselnder Streckung und Verkürzung, sondern in einer seitlichen Schlängelung des Leibes. Der lokomotorische Antrieb geschieht nur durch die abwechselnden Kontraktionen der Längsmuskeln, die Ringmuskeln sind unbeteiligt. Allein durch diese Bewegungen des Körperstammes würde schon eine Vorwärtsbewegung zustande kommen (vgl. Schwimmen der wirbellosen Tiere). Die Wirkung dieser Schlängelung des Leibes wird aber noch bedeutend verstärkt durch die Bewegung der Parapodien. In jedem Segment befinden sich die beiderseitigen Parapodien stets in entgegengesetzter Phase, sie bilden also miteinander eine

gerade Linie. Auf den Wellenbergen schlagen die Parapodien energisch nach hinten und strecken dabei zugleich ihre Borstenbündel aus, in den Wellentälern richten sie sich wieder nach vorn.

Bei Reizung des Vorderendes kann die geschilderte Bewegung genau gleich, aber im umgekehrten Sinne verlaufen, mit dem Schwanzende voran. Manche sedentäre Polychäten, die zwar in einer Röhre leben, dieselbe aber nach Belieben verlassen können (*Branchiomma*, *Fabricia* usw.), vermögen sogar nur nach rückwärts zu kriechen, da die mächtigen, am Kopf sitzenden Tentakel eine geordnete Vorwärtsbewegung unmöglich machen.

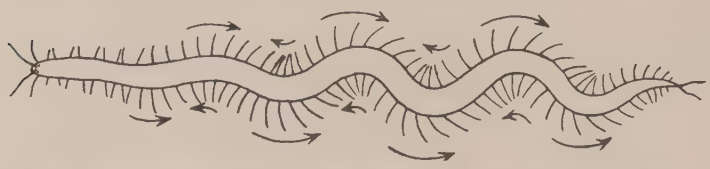


Abb. 126. Schlängelbewegung von Nereis diversicolor. (Nach v. Buddenbrock).

Die grabenden Polychäten schließen sich in ihren subterranen Bewegungen eng an die Regenwürmer an, sie bedürfen daher an dieser Stelle keiner eingehenden Besprechung. Dagegen sei noch mit wenigen Worten auf die völlig abweichende Bewegungsart hingewiesen, die manche Terebelliden besitzen. Diese Würmer sind ausgezeichnet durch eine große Zahl langer, wurmförmiger Tentakel, mit deren Hilfe sie sich ihre Nahrung herbeistrudeln. Man kann es nun beobachten, daß sich diese Tiere, z. B. *Terebella zostericola*, mit Hilfe ihrer Tentakel an senkrechten Glaswänden hochziehen. Der Vorgang, der im einzelnen nicht leicht zu beobachten ist, verläuft offenbar derart, daß zunächst einige Tentakel am Glase gewissermaßen emporkriechen, sich hier festkleben und hierauf, sich verkürzend, den ganzen Körper nach sich ziehen. Inzwischen sind andere Tentakel weitergekrochen und setzen das Spiel fort. Der Rumpf dieser völlig an das Leben in Röhren angepaßter Tiere scheint überhaupt nicht mehr zu einer normalen Fortbewegung im Freien fähig zu sein.

An die Borstenwürmer schließt sich eine kleine Zahl im Schlamme grabender Würmer an, von denen an dieser Stelle der Kürze halber nur die sonst wenig beachteten Priapuliden erwähnt seien. Es sind dies ungegliederte, wurstförmige Tiere, die in mitunter sehr zähem Schlick leben. Beobachtet man ein solches Tier im Glase frei im Wasser, so sieht man, daß ab und zu aus dem ruhenden Körper mit großer Gewalt eine Art von Rüssel vorgeschleudert wird, der sich gegebenenfalls in den Schlamm einbohrt. Der Rüssel ist mit vielen kleinen Häkchen besetzt, die in Längsreihen angeordnet sind. Wenn er wieder zurückgezogen wird, verhindern diese Häkchen ein Zurückgleiten des Rüssels; vielmehr wird jetzt der Leib in den vom Rüssel hergestellten Hohlraum nachgezogen, so daß er endlich die Stellung einnimmt, die vorher der Rüssel besaß. Dieses Spiel wiederholt sich rhythmisch (s. Abb. 127).

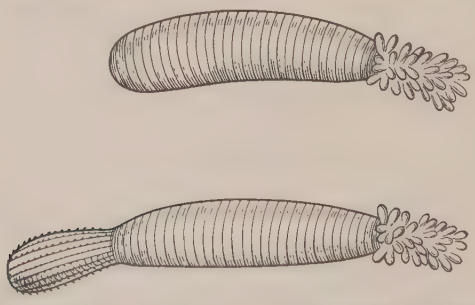


Abb. 127. Priapulus caudatus; oben mit eingezogenem, unten mit ausgestrecktem Rüssel. Original.

Zu den Würmern werden neuerdings auch die merkwürdigen *Tardigraden* oder Bärtierchen gestellt. Es sind dies sehr kurz gedrungene, mikroskopisch kleine Tiere, die über acht mit Krallen oder Haftlappen versehene Beinstummel

verfügen. Jedes Bein besitzt eine größere Anzahl es bewegender Muskeln. Sie dienen aber nur zum Verkürzen oder Beugen des Beines; die Streckung erfolgt stets passiv durch den Flüssigkeitsdruck des Körpers. Obgleich heute an eine nähere Verwandtschaft dieser Tiere mit den Arthropoden nicht mehr gedacht werden kann, zeigen sie in der Bewegung der Beine dennoch eine recht große Ähnlichkeit mit ihnen. Die Beine werden in einem vollkommen regelmäßigen Rhythmus gesetzt. Die nachstehenden Angaben sind den schönen Untersuchungen von MARCUS über *Echiniscoides* und *Batillipes* entnommen. Bei der ersten Art werden die Beine einer Seite in der folgenden Reihenfolge gesetzt: 1, 4, 3, 2. Beide Seiten bewegen sich aber nicht synchron, sondern es wird 1 rechts gleichzeitig gesetzt mit 3 links, 2 rechts mit 4 links, 3 rechts mit 1 links und 4 rechts mit 2 links. Man erhält daher, wenn man die Beine in der Reihenfolge ihrer Schritte bezeichnet, das beistehende Schema. Es zeigt klar, daß man das Tier gewissermaßen in zwei hintereinander befindliche Vierfüßer zerlegen kann, die sich im gekreuzten Schritt bewegen und so miteinander gekoppelt sind, daß das eine das linke Vorderbein vorsetzt, wenn das andere das rechte Vorderbein bewegt. Dieser Rhythmus ist den Tardigraden durchaus eigentümlich und sonst nirgends zu finden.

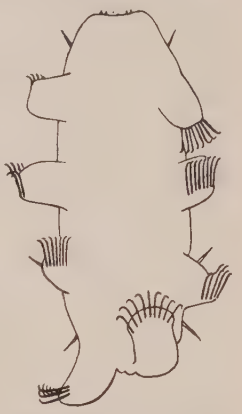


Abb. 128. Echiniscoides sigismundi von der Bauchseite; Beine in verschiedenen Phasen der Bewegung. (Nach MARCUS.)

Batillipes schleppt das vierte Beinpaar in der Regel passiv nach und benutzt es aktiv nur beim Klettern, auch ist die Fähigkeit zum Rückwärtslaufen eine Besonderheit dieser Art.

Echinodermen. Die typische Fortbewegung der Echinodermen geschieht mit Hilfe der sog. Ambulacralfüßchen. Als Beispiel diene der Seestern, der auf seiner Ventralfläche, entlang der Ambulacralrinne jedes Armes, Hunderte solcher Füßchen besitzt. Es sind dies muskulöse, mit wässeriger Flüssigkeit gefüllte Schläuche, die normalerweise mit einer Saugscheibe endigen. Jedes Füßchen steht durch einen Kanal in Verbindung mit einer kugeligen Blase, der Ampulle, die sich im Innern des Armes befindet. Die Ampulle ist der Antagonist des Füßchens. Sie besitzt Ringmuskeln, kontrahieren sich dieselben, so wird die Innenflüssigkeit in das hohle Füßchen gepreßt, das sich ausstreckt und mit seiner Saugscheibe am Untergrunde festsaugt. Hierauf tritt die zweite Bewegungsphase ein: die Längsmuskeln der Füßchen kontrahieren sich, und die Flüssigkeit wird in die sich erweiternde Ampulle zurückgetrieben. Durch die gleichzeitige Tätigkeit sehr zahlreicher solcher Gebilde, die sich unter dem Einfluß des Nervensystems koordiniert in allen fünf Armen bewegen, wird das Tier in einer bestimmten Richtung bewegt (vgl. dies. Handb. 9, 812). Eine weitere Voraussetzung für eine geordnete Bewegung — neben der Koordination — ist natürlich, daß sich nicht alle Füßchen zu einem gegebenen Zeitpunkt in derselben Phase befinden. Von den Hunderten von Füßchen, die an einem Arm sitzen, sind in jedem

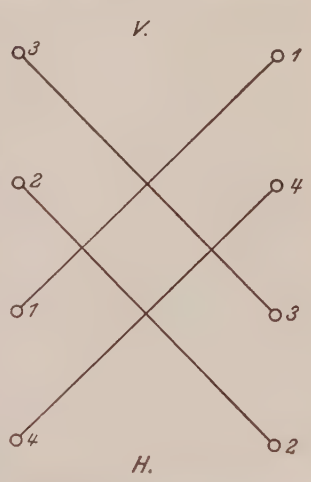


Abb. 129. Rhythmus der Schreitbewegung von Echiniscoides. Die Zahlen bedeuten die zeitliche Folge, in welcher die Beine gesetzt werden; gleichzeitig bewegte Beine sind durch einen Strich verbunden. (Kombiniert nach MARCUS.)

Moment eine Anzahl festgesaugt, während andere sich ausstrecken und eine neue Unterlage suchen.

Die mit Saugnäpfen versehenen Ambulacralfüßchen können nur dort verwendet werden, wo ein fester Untergrund sich bietet. Außer bei der Mehrzahl der Seesterne kommen sie vor bei den Seeigeln und den Seewalzen. Manche auf Sand lebende Seesterne, wie die Arten der Gattung *Astropecten*, haben Ambulacralfüßchen ohne Saugscheibe. Sie enden spitz und sind während der Bewegung stets prall gefüllt. Das Tier bewegt sich auf ihnen wie auf einer Armee von kleinen Beinen. Die Seeigel kriechen, wenn man sie auf Sand setzt, auf ihren Stacheln. Der Gang auf den Stacheln ist eingehend von Uexkuell studiert worden. Zunächst ist bemerkenswert, daß auch die Stacheln, genau wie die Füßchen, streng koordiniert sich bewegen. Uexkuell bewies dies auf die folgende originelle Weise. Der Seeigel wird mit dem Munde und also auch der Kriechfläche nach oben in einem besonderen Stativ festgespannt. Man bestreut darauf diese Fläche mit kleinen Glaskugeln und reizt das Tier auf der einen Seite mechanisch, um einen Fluchtreflex auf den Stacheln auszulösen. Hierbei sieht man, daß sich alle Glaskugeln in parallelen Linien auf den gereizten Schalenrand zu bewegen. Sie werden von den Stacheln verschoben, die alle im gleichen Sinne vom Reizort fortschreiten.

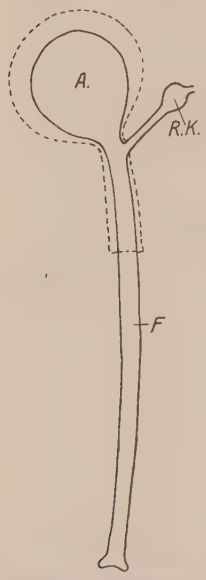


Abb. 130. Einzelnes Füßchen eines Seesternes: *F*. Füßchen, *A*. Ampulle, *R.K.* Ringkanal. Die ausgezogene Linie bedeutet die Bewegungsphase mit kontrahierter Ampulle und gestrecktem Füßchen; die gestrichelte die entgegengesetzte. Original.

Jeder Stachelschritt setzt sich aus zwei Phasen zusammen. Nimmt man als Ausgangspunkt die Lage, in welcher er in der Kriechrichtung schräg nach vorn zeigt, so besteht die erste Phase darin, daß er sich genau wie ein vorgesetztes Bein, gerade nach hinten schwingt und auf diese Art den Körper nach sich zieht. In der zweiten Phase, die lediglich die Bedeutung hat, den Stachel in die ursprüngliche Lage zurückzubringen, wird er dagegen im Kreise herumgeschwungen, ohne daß der Körper, der inzwischen auf anderen Stacheln ruht, hiervon irgendwie betroffen wird. Gewisse langstachelige Arten, wie *Dorocidaris*, deren Stacheln oft länger als der Körper sind, vermögen nur auf den Stacheln zu marschieren, sie laufen ziemlich geschwind auf ihnen wie auf Stelzen.

Völlig abweichend in ihrem Bewegungsmodus verhalten sich die Schlangensterne. Ihre Füßchen verwenden sie nur als Tastorgane oder zum Herbeischaffen von Nahrung. Sie bewegen sich vom Ort mit Hilfe ihrer vielgliedrigen langen Arme, die sie zu Paaren geordnet nach hinten schwingen. Eine genauere Darstellung ist im Artikel Nervensystem der wirbellosen Tiere (dies. Handb. Bd. 9) nachzulesen.

Mollusken. Bei den Muscheln geschieht die Fortbewegung auf dem Boden durch den Fuß. Bei den niedersten der jetzt lebenden Muscheln, den Protobranchern, läuft der Fuß nach vorn in zwei am Rande gefranste Lappen aus, die durch einen in der Mitte gelegenen Spalt getrennt sind. Indem das Tier den Fuß weit vorstreckt und die beiden Lappen ausbreitet, verankert es sich gewissermaßen; eine schnelle ruckweise Verkürzung des Fußes zieht den Körper heran.

Bei vielen Filibranchiern, wie *Mytilus*, *Pecten*, *Lima*, ist der Fuß ein fingerförmiges Organ, an dessen Basis die Byssusdrüse dient. Mit Hilfe des Byssus sind diese Muscheln in der Regel an irgendeinem festen Gegenstand festgesponnen, sie können sich aber von ihrem Byssusgespinst freimachen und umherwandern. Besonders die jungen Tiere sind gemeinhin sehr wanderlustig. Sie kriechen offen-

bar in der Weise, daß sie sich mit der verbreiterten Fußspitze festsaugen oder festkleben (?), hierauf den Körper nachziehen und sich mit der Fußbasis am Substrat befestigen. Manche Muscheln, wie *Sphaerium*, können auf diese Weise sehr geschickt auf den Wasserpflanzen umherkriechen. Eine Benutzung des Byssusapparates bei diesen Wanderungen möchte ich bezweifeln.

Die weitaus überwiegende Mehrzahl aller Muscheln besitzen einen zum Graben im Sande oder Schlamme eingerichteten Fuß, der vorn wie ein Beil eine scharfe Kante trägt oder sogar in eine Spitze ausläuft. Bei den Teichmuscheln kann man beobachten, daß der Bewegung des Fußes die Schwellung vorausgeht. Wenn der Fuß in der Schale zurückgezogen ist, erscheint er wenig umfangreich und von runzeliger Oberfläche, im ausgestreckten Zustand erscheint er bedeutend voluminöser, auch ist er glatt. Die Schwellung bedeutet ohne Zweifel eine Füllung des Fußes mit Flüssigkeit. Die älteren Zoologen nahmen an, daß der Fuß Wasser von außen aufnehme. Erst Fleischmann, 1885, wies die Unrichtigkeit dieser Anschauung nach und setzte an ihrer Stelle die Hypothese, daß das Herz Blut in den Fuß hineinpumpe. Spätere Forscher (Wilhelm und Minne) erkannten jedoch, daß der Blutdruck während der Schwellung nicht ansteigt. Heute wird

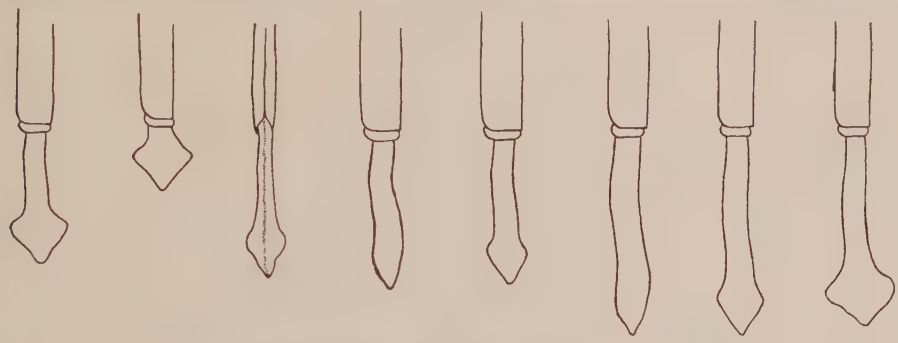


Abb. 131. Grabbewegungen von Solen vagina. (Nach Fraenkel.)

im allgemeinen angenommen, daß die Schwellung des Muschelfußes ähnlich verläuft wie etwa die Erektion des Säugerpenis. Durch Erschlaffung der Gewebe wird es dem Blut zunächst möglich gemacht, ohne Erhöhung des Blutdrucks in den Fuß einzudringen. Irgendwelche noch nicht näher bekannte Mechanismen verhindern oder hemmen den Abfluß des Blutes, das also gewissermaßen im Fuße sich fängt. Der pralle Fuß kann sich in den Schlamm einbohren.

Die beim Bohren zu beobachtenden Bewegungen sind keineswegs immer so langsam, wie wir es von der Teichmuschel her gewohnt sind. Manche Muscheln, wie die Vertreter der Gattung Solen, graben sich mit großer Geschwindigkeit ein, und der Fuß wird dabei mit großer Kraft vorgestoßen und zurückgezogen. In diesem extremen Falle kann es für sicher gelten (Fraenkel), daß dem Schwellungsdruck des Blutes keine erhebliche Bedeutung für die Bewegungen des Fußes zukommt. Sowohl das Ausstrecken des Fußes aus der Schale, die Schwellung seines Vorderendes und das Zurückziehen beruht auf aktiven Muskelbewegungen. Das Herausstoßen des Fußes geschieht durch Kontraktion seiner Ringmuskeln[1]. Die Anschwellung der Fußspitze ist wahrscheinlich eine Folge der Kontraktion der Längsmuskeln derselben. Die charakteristische Bewegungsfolge wird durch die nebenstehende Abbildung verdeutlicht.

Zwischen der langsamen Bewegung der Teichmuscheln und der rapiden von

[1] Wahrscheinlich spielen hierbei auch die Muskeln eine Rolle, die den ganzen Eingeweidesack umhüllen.

Solen gibt es allerlei Übergänge. Man kann im ganzen sagen, daß die Bedeutung der Blutschwellung um so geringer ist, je schneller die Bewegungen erfolgen.

Die Lokomotion der meisten Schnecken des Landes wie des Wassers beruht auf einer Wellenbewegung, die über die Sohle des Tieres hingleitet. Am gründlichsten untersucht sind die Pulmonaten. Die Kriechsohle dieser Tiere ist ein außerordentlich muskulöses Organ, dessen Muskelfasern das Gewebe in den verschiedensten Richtungen durchziehen. Man unterscheidet als die wichtigsten Muskeln: Longitudinal-, Transversal-, Dorsoventral- und Diagonalmuskeln.

Wenn die Schnecke aus ihrem Gehäuse herauskommt, schwellt sie den Fuß, bis er völlig prall ist. Es geschieht dies zum Teil durch Erschlaffen der Muskeln, so daß das Blut beim Einströmen einen sehr geringen Widerstand findet. Außerdem scheint es aber auch bei *Helix* Mechanismen zu geben, welche das Blut aktiv in den Fuß hineinpressen. Nach Trappmann ist hieran in erster Linie das sog. Diaphragma beteiligt, eine muskulöse, am Grunde der Lungenhöhle gelegene Membran, deren Kontraktion das Blut aus dem Eingeweidesack in die Lacunen des Fußes preßt.

Erst der blutgefüllte, pralle Fuß ist zur Lokomotion befähigt. Beobachtet man eine auf einer Glasscheibe kriechende Schnecke von unten, so sieht man das folgende: Die Fußfläche zerfällt in das lokomotorische Mittelfeld und die Seitenränder. Nur das Mittelfeld zeigt die für den Schneckenfuß so charakteristischen Wellen, die Seitenränder dagegen liegen ganz glatt der Unterlage auf und vergrößern die Adhäsion zwischen ihr und der Sohle. Die Wellen laufen bei fast allen Schnecken von hinten nach vorn über die Sohle. Die Schnecke unterscheidet sich also grundsätzlich vom Regenwurm, der sich nach vorn ausstreckt und den Körper nachzieht; sie stemmt sich gewissermaßen hinten ab und drückt den Körper nach vorn. Die Wellen entstehen keineswegs nur hinten; betrachtet man eine Schnecke, die sich gerade in Bewegung setzt, so sieht man, daß sie gleichzeitig an vielen Stellen der Sohle sich bilden. Bei *Helix pomatia* laufen gleichzeitig etwa 8—11 Wellen über die Sohle; sie erscheinen als schmale dunkle Bänder, die um so deutlicher hervortreten, je expandierter der Fuß ist. Sie sind von breiteren Zwischenräumen getrennt; ihre Frequenz ist stark abhängig von der Temperatur: Bei 12° laufen pro Minute etwa 34 Wellen über jeden Sohlenquerschnitt, bei 19° sind es 46 (*H. aspersa*). Jeder Sohlenteil ist nur dann in Vorbewegung begriffen, wenn eine Welle gerade über ihn hinwegläuft, die übrige Zeit verharrt er in Ruhe. Der Sohlenrand dagegen, der sich an der Wellenbewegung nicht beteiligt, gleitet kontinuierlich nach vorn. Der Umstand, daß die Schnecke sich hinten abstemmt und ihren Körper nach vorn drückt, macht sich, wie Uexkuell als Erster zeigte, darin geltend, daß eine kriechende Schnecke sehr viel leichter nach vorn als nach hinten zu ziehen ist. Bindet man an der Schale einer kriechenden *H. aspersa* ein Gewicht an, so genügen 5 g, um sie nach vorn zu bewegen, während 25—45 g notwendig sind, um sie nach hinten zu ziehen (van Rynberk). Sehr charakteristisch ist es, daß die Schnecken vollkommen unfähig sind, rückwärts zu kriechen. Bringt man sie in eine enge Glasröhre, in der sie sich nicht umdrehen können, so bleiben sie, wenn sie am blinden Ende angelangt sind, so lange sitzen, bis man sie wieder

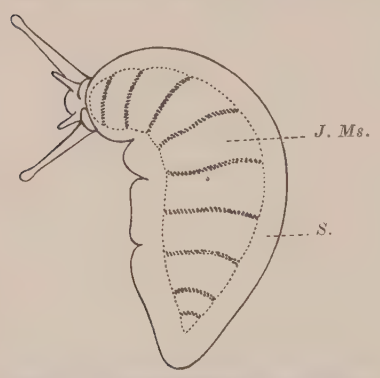


Abb. 132. Lokomotionswellen auf der Sohle von Helix pomatia. (Nach Trappmann.) Photographien.

hervorholt (Ten Cate). *Limnaeus* dagegen soll nach Beobachtungen von Buytendiyk sich auch rückwärts bewegen können.

Mit der Frage, wie der Mechanismus der Wellenbewegung der Schnecke zu erklären ist, haben sich sehr viele Autoren beschäftigt, als letzte Trappmann und Ten Cate. Zunächst kann es als sicher gelten, daß die Lokomotionswellen konvex über die Sohlenfläche vortreten. Trappmann konnte dies an der frei in der Luft gehaltenen Sohle mit der Lupe direkt beobachten, Ten Cate vermochte es graphisch aufzuzeichnen. Diese Methode erlaubt es auch, die Amplituden der Wellen zu studieren, die unter verschiedenen Umständen sehr verschieden groß sind. Ich selbst konnte gelegentlich eines anderen Experiments sehen, daß die Sohle beim Kriechen auf einem sehr rauhen Untergrund diesen nur mit den Wellenbergen berührt und sonst völlig frei in der Luft schwebt. Verursacht werden diese Wellen wohl sicherlich durch eine Kontraktion der Längsmuskeln. Wenn man gewisse Sohlenteile durch Tusche kenntlich macht, kann man deutlich sehen, daß die Tuschemarken sich jedesmal deutlich verkürzen, wenn eine Welle über diese Stelle weggleitet (Trappmann).

An einem Schema kann man sich die Bewegung der Tiere in der folgenden Weise veranschaulichen (Abb. 133). Zunächst erfolgt die Kontraktion des caudalen Abschnittes *E—F*, wobei Punkt *F* sich vorschiebt. Hierauf kontrahiert sich *D—E* mit dem Erfolge, daß *E* sich oralwärts bewegt und die ursprüngliche Distanz *E—F* wiederhergestellt wird. Usw.

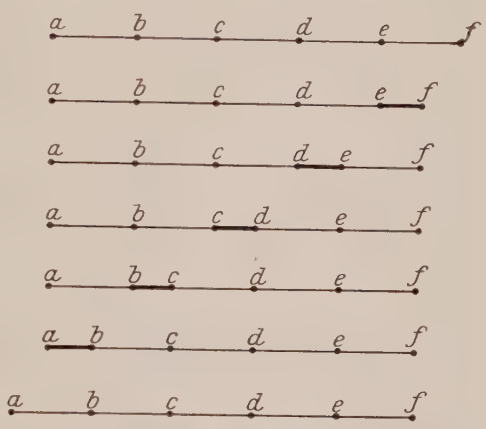


Abb. 133. Schema des Bewegungsablaufs in der Kriechsohle einer Schnecke nach Trappmann. Es wird das Vorwärtsgleiten einer Verkürzungswelle (dick gezeichnet) veranschaulicht.

Neben der Längsmuskulatur sind sicherlich auch manche anderen Muskeln der Kriechsohle an der Wellenbewegung beteiligt. Nach Trappmann in erster Linie die quer durch den Fuß ziehenden Transversalmuskeln, welche zu den Längsmuskeln in einem ähnlichen Antagonismus stehen sollen, wie die Ringmuskeln zu den Längsmuskeln des Regenwurmes. Das heißt, ihre Kontraktion soll eine Streckung der Längsmuskeln bewirken. Nach meiner obenerwähnten Beobachtung bin ich geneigt, auch den Dorsoventralmuskeln eine wichtige Rolle zuzuerkennen, deren Dehnung wohl eine Vorbedingung für die Entstehung eines konvex vortretenden Wellenberges ist.

Bei den Schnecken kommen neben diesem hier geschilderten Typus der Fortbewegung noch eine Reihe anderer vor, die zum Teil erst neuerdings bekannt geworden sind. Vlès, der eine größere Anzahl mariner Arten untersuchte, kommt alles in allem zu der folgenden Einteilung:

1. *Direkte Wellenbewegung:* von hinten nach vorn.

a) *Monotaxischer Typus.* Es läuft nur eine Reihe von Wellen über den Fuß, die abgesehen von einer unbewegt bleibenden Randzone die ganze Breite des Fußes einnimmt (*Helix, Limax, Arion* usw.).

b) *Ditaxischer Typus.* Die linke und die rechte Hälfte des Fußes haben ihre getrennten Wellen (*Trochus, Haliotis*). Verschärft werden kann diese Abtrennung noch durch eine mediane Furchenbildung; so besitzt *Cyclostoma* gleichsam zwei Kriechsohlen, die abwechselnd vorgeschoben werden.

c) *Tetrataxischer Typus* mit vier Wellenzügen. Charakteristisch für einige *Littorina*arten.

2. Rückläufige, d. h. von vorn nach hinten gerichtete Wellenbewegung.

a) Monotaxischer Typus (Chitoniden).

b) Ditaxischer Typus *Littorina littorea*, *L. rudis*.

Neben diesen Bewegungen, die nur durch das Wellenspiel der Kriechsohle zustandekommen, kann man bei manchen Meeresschnecken auch Fälle unterscheiden, in denen die Schale eine wichtige Rolle spielt. Bei *Conus* ist die Ortsbewegung deutlich eine rhythmische (Weber). In der ersten Phase schiebt sich der Fuß durch seine Wellenbewegung vor, während die den Boden berührende schwere Schale unbewegt liegenbleibt. Sie wird erst, wenn der Fuß eine gewisse Strecke zurückgelegt hat, durch eine plötzliche Kontraktion des Columellarmuskel, welcher den Fuß mit der Schalenspindel verbindet, herangeholt. Dieses wiederholt sich rhythmisch. Mitunter kann, wie es scheint, die Wellenbewegung des Fußes sogar ganz wegfallen. Bei *Chenopus* geschieht die Ortsbewegung in der folgenden eigentümlichen Weise (Weber). Der Fuß wird mit der Sohle auf den Boden gesetzt; hierauf verlängert sich der Fußhals so lange,

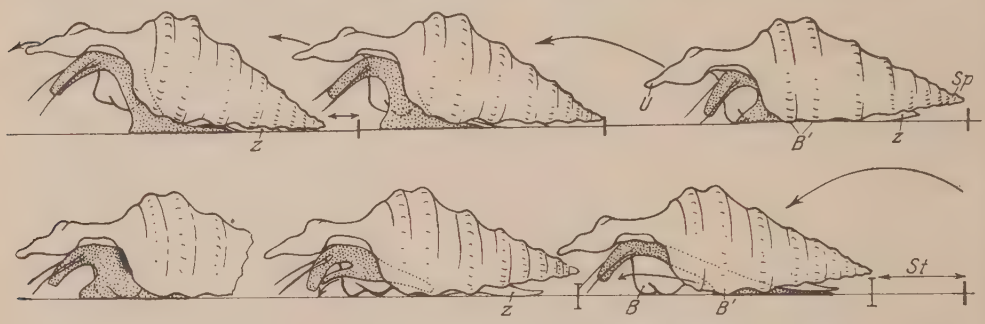


Abb. 134. Lokomotions von Chenopus pes pelicani. Die Bilder folgen einander von rechts nach links. (Nach Weber.)

bis die hierdurch vom Boden abgehobene Schale ihr Gleichgewicht verliert und nach vorn überkippt, so daß sie gewissermaßen einen Schritt nach vorn macht. Jetzt wird die weit nach hinten verlagerte Sohle vom Boden gelöst, an einer weiter vorn gelegenen Stelle wieder aufgesetzt und das Spiel beginnt von neuem.

Vollkommen abweichend von der Bewegung der übrigen Mollusken ist diejenige der Tintenfische. Es hängt dies damit zusammen, daß diese Tiere ohne Zweifel von pelagischen Vorfahren abstammen, die gar keine Fortbewegung auf dem Boden kannten und ihre mit zahlreichen Saugnäpfen besetzten Arme nur zum Beutefang benutzten. Die einzige Gruppe, die von einer solchen freischwimmenden Lebensweise zum Kriechen auf dem Boden übergegangen sind, die Oktopoden, haben es gelernt, mit Hilfe ihrer Arme auch zu laufen. Sie werden unter Ausführung der mannigfachsten schlängelnden Bewegungen vorgestreckt und angesaugt, worauf der Körper nachgezogen wird.

Diese Bewegung kann indessen mitunter eine sehr merkwürdige Abänderung erfahren. Kuehn[1] beobachtete gelegentlich anderer Experimente, daß junge Oktopoden auf gewisse Reize hin eine Art Bewegungsmimikry aufwiesen. Es gibt eine schneckenartige Bewegung, bei welcher alle Arme dicht an den Körper gelegt werden und das Tier wie eine Schnecke langsam über den Boden gleitet.

[1] Nach unveröffentlichten Beobachtungen, die mir Herr Kollege Kühn an dieser Stelle zu publizieren freundlichst gestattete.

Zweitens gibt es eine krabbenartige Bewegung, bei welcher die vordersten Arme, gewissermaßen drohend, wie die Scheren einer Krabbe, in die Höhe gehoben werden, während das Tier sich etwas sprungweise rückwärts bewegt. In beiden Fällen haben wir es mit höchst interessanten Bewegungsinstinkten zu tun, die wahrscheinlich auf die Täuschung irgendwelcher Feinde eingestellt sind. Die alten, wehrhaften Tiere zeigen dergleichen nie.

Arthropoden. Bevor wir diese Gruppe näher ins Auge fassen, ist es notwendig, die Larven der Insekten vorwegzunehmen. Sie haben bekanntermaßen sehr oft den Habitus eines Wurmes und hiermit stimmt auch ihre Bewegung überein. Als Beispiel seien die Raupen der Schmetterlinge genannt. Ihre eigentlichen Beine, die denen des erwachsenen Tieres homolog sind, sind außerordentlich kurz und dienen nur zum Festklammern des Kopfteiles. Als weitere Haftorgane dienen die an der Ventralfläche des Abdomens in wechselnder Zahl (1—5 Paare) befindlichen Afterfüße. Zwischen den vordersten Afterfüßen und den echten Beinen ist in jedem Falle ein großer Zwischenraum. Die Bewegung beginnt in der Regel damit, daß der Kopf vorgestreckt wird und einen neuen Halt sucht. Es geschieht dies aber keineswegs nur durch eine Verdünnungswelle wie beim Regenwurm, sondern sehr oft ist in der Ruhelage der Vorderkörper leicht dorsalwärts gekrümmt, so daß die Verlängerung des Körpers zum Teil auch auf einer Streckung beruhen kann (s. Abb. 135). Ist sie vollzogen, so wird zunächst das vorderste Afterfußpaar gelöst und einen Schritt vorgesetzt, wobei es also zu einer Vergrößerung des Abstandes zwischen ihm und dem zweiten Paare kommt. Hierauf wird das zweite Paar gelöst und vorgesetzt und so fort. Wie gesagt, können wir diese kombinierte Bewegung, die zum Teil an die der Regenwürmer, zum Teil an die der Desmoscoleciden erinnert, zum Ausgang der Betrachtung nehmen. Hiervon lassen sich erstens solche Formen ableiten, bei denen es nur Verlängerung und Verkürzung gibt und keine Dorsalwärtsbiegung des Vorderleibes und zweitens solche, bei denen umgekehrt die Dorsalwärtsbiegung von alleiniger Wichtigkeit ist und das Regenwurmartige der Bewegung fortfällt. Dieser zweite Modus ist vor allem dann zu beobachten, wenn sich die Zahl der Afterfüße verringert und dadurch der Abstand zwischen den echten Beinen und den ersten Afterfüßen immer größer wird. Die Raupen der Eulengattung Plusia haben nur 3 Paar Afterfüße, die der Geometriden nur noch 2 Paar. Besonders bei den letzten entwickelt sich dann die typische Spannerbewegung, bei der eine Verkürzung des Körpers gar

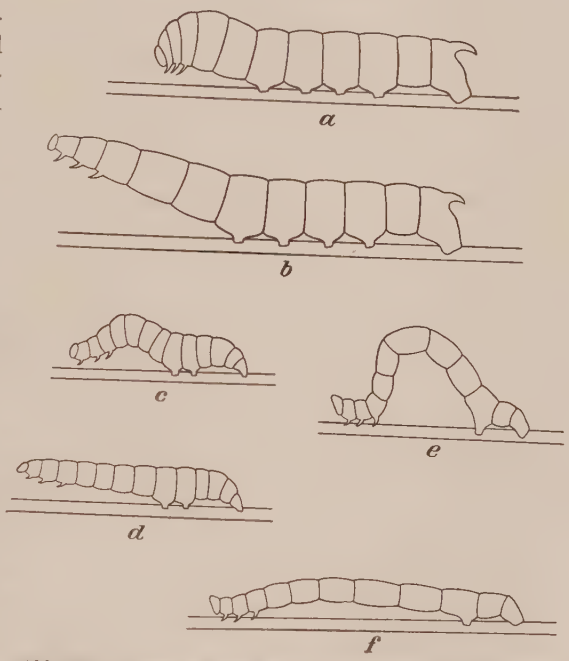


Abb. 135. Vorbewegungsart verschiedener Raupen: *a* bis *b* durch Verdünnung und Streckung des Vorderkörpers; *c* bis *d* durch gleichzeitiges Geradestrecken des vorher gekrümmten Körpers (Plusia), *e* u. *f* nur durch Geradestreckung ohne Verdünnung (Geometri).

nicht mehr auftritt (s. Abb. 135e, f). In einer den Raupen durchaus analogen Weise bewegen sich auch andere Insektenlarven, die rittlings auf Blatträndern sitzen, z. B. die der Blattwespen oder der Blattkäfer. Charakteristisch ist es auch, daß die echten Insektenbeine bei diesem Bewegungsmodus paarweise vorgesetzt werden. Hingegen setzen die Larven vieler Käfer, die frei herumlaufen, wie z. B. die der Laufkäfer, sowie die der Trichopteren, die Beine ebenso wie die erwachsenen Insekten.

Bewegungen des Rumpfes spielen bei den erwachsenen Arthropoden sonst nur noch eine Rolle bei den Hundertfüßern (Chilopoden). Auch ihre Bewegung bedarf keiner genaueren Schilderung, da sie fast genau so ist, wie die der erranten Polychäten: seitliche Schlängelung des Leibes, unterstützt durch entsprechende Bewegungen der Beine.

Bei den übrigen Arthropoden: den Imagines der Insekten, den Krebsen und Spinnentieren erfolgt die Ortsbewegung ausschließlich mit Hilfe der meist langen, gegliederten Beine. Im Gegensatz zum Beine der Wirbeltiere kennt das Arthropodenbein keine Kugelgelenke; es wird nur in Scharniergelenken bewegt, die stets nur eine Bewegung in einer einzigen Ebene erlauben. Die hieraus resultierende geringere Beweglichkeit wird bis zu einem gewissen Grade ausgeglichen durch die größere Zahl von Gliedern, die jedes Bein zusammensetzen. Der Fuß der Arthropoden ist stets mit Krallen versehen, die zum Festhaken auf rauhem Grunde geeignet sind. Die Insekten setzen aber gewöhnlich nicht nur die Krallen auf den Boden, sondern den gesamten Tarsus, der oft, z. B. bei Käfern, zu einer richtigen Fußsohle verbreitert ist. Außerdem verfügen manche Insekten, besonders Fliegen, Hymenopteren, kleine Käfer usw. über Organe zum Festhaften auf glattem Grunde, die sog. Pulvillen. Sie wirken durch Klebdrüsen. Manche Pflanzen haben es indessen verstanden, in ihren zu Insektenfallen umgewandelten Blüten eine Epidermis herauszubilden, auf welcher weder die Kralle, noch der Pulvillus festen Halt findet. Ihre Epidermiszellen sind sehr fest, glatt und mit kleinen Öltröpfchen besetzt (Knoll).

Die Arthropoden gebrauchen ihre gelenkigen Beine genau wie die Wirbeltiere als Hebel. Es kann daher, was das Prinzip dieser Bewegung anlangt, auf das über diese Tiere Gesagte verwiesen werden. Einer näheren Besprechung bedarf nur die Gangart. Sie ist streng gesetzmäßig, genau wie dies bei den Wirbeltieren zu beobachten ist. Die Insekten setzen ihre Beine stets so, daß das Vorderbein und das Hinterbein der einen Seite und das Mittelbein der anderen Seite zugleich ausschreitet. Der Körper ruht in jedem Augenblick der Bewegung auf den drei anderen Beinen, deren Basis ein Dreieck bildet. Es ist diese Anordnung besonders zweckmäßig für das Kriechen im Geäst, das häufig mit nach untem hängenden Leib ausgeführt wird.

Manche Insekten haben ihre Vorderbeine zu Raub- oder Putzbeinen spezialisiert und benutzen sie überhaupt nicht zum Laufen (*Nepa*, *Mantis*, *Vanessa*). Sie laufen auf ihren 4 Schreitbeinen genau wie ein Säugetier im sog. gekreuzten Schritt, d. h. sie setzen zugleich mit dem einen Vorderbein das Hinterbein der Gegenseite vor. Eine Ausnahme von dieser Regel bildet nur die auf der Oberfläche des Wassers laufende Wanze *Gerris;* sie stößt sich mit allen 4 Beinen gleichzeitig ab.

Die übrigen Arthropoden zeigen ähnliche, jedoch entsprechend ihrer größeren Beinzahl verwickeltere Verhältnisse. Die Spinnen setzen nach Demoor gleichzeitig das 1. und 4. Bein jeder Seite, alternierend mit den entsprechenden Beinen der Gegenseite. Betrachtet man nur diese beiden Beinpaare, so erhält man also das Bild eines Paßgängers. Das 2. und 3. Beinpaar dagegen laufen im gekreuzten Schritt des normalen Vierfüßers. Das äußerst verwickelte Bild,

das durch die gleichzeitige Tätigkeit aller 4 Beinpaare entsteht, veranschaulicht das beistehende Diagramm.

Etwas anders liegen die Verhältnisse beim Flußkrebs, der ebenfalls 4 Paar Schreitfüße besitzt. Die Reihenfolge der Gehfüße einer Seite beim Vorwärtsgang ist hier 1, 3, 2, 4. Beim Rückwärtsgang werden sie in der umgekehrten Reihenfolge gesetzt. Mit dem 1. Gehfuß der rechten Seite tritt zugleich der 2. der linken Seite in Tätigkeit, desgleichen mit dem 2. der 3., mit dem 3. der 4. (Voelkel). Denkt man sich also das erste oder das letzte Paar weg, so erhält man genau die gleichen Verhältnisse, wie sie oben von den Insekten geschildert wurden.

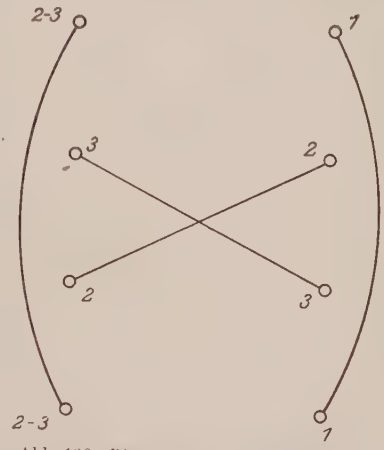


Abb. 136. Rhythmus der Schreitbewegung einer Spinne. Kombiniert nach Demoor. Die Zahlen bedeuten die zeitliche Reihenfolge, in welcher die Beine niedergesetzt werden. Gleichzeitig bewegte Beine sind durch einen Strich verbunden.

In einem gänzlich abweichenden Sinne gebrauchen die kurzschwänzigen Krebse (Brachyuren) ihre Beine (A. Bethe). Sie laufen seitwärts, niemals oder nur selten nach vorn. Angenommen, das Tier bewegt sich nach der rechten Seite, so müssen also die linken Beine den Körper vor sich herschieben, die rechten ihn hinter sich herziehen. Die Beine beider Seiten haben also verschiedene Funktionen. Auch die aktiven Phasen sind entgegengesetzte: die Schieber leisten Arbeit, wenn sie sich strecken, die Nachzieher, wenn sie sich beugen.

Die Gangart ist an sich die gleiche wie beim Flußkrebs. Es strecken sich also nacheinander jederseits die Beine 1, 3, 2, 4; es befinden sich stets in derselben Bewegungsphase 1 und 3 der einen mit 2 und 4 der anderen Seite. Aktiv an der Seitwärtsbewegung des Körpers sind dagegen stets die gleichen Beine beider Seiten beteiligt, z. B. beim Rechtsgang die sich beugenden Beine beider Seiten 1 und 3 der rechten und die sich im gleichen Moment streckenden 1 und 3 der linken Seite.

Neben dieser häufigsten Gangart lassen sich noch eine Reihe weiterer feststellen, deren Schilderung hier zu weit führen würde.

2. Schwimmen.

Vom Schwimmen der Menschen und der Wirbeltiere.

Von

René du Bois-Reymond

Berlin.

Zusammenfassende Darstellungen.

Soweit mir bekannt gibt es keine zusammenfassende Schrift, die ausschließlich das Schwimmen der Tiere und des Menschen behandelt. Vielmehr wird das Schwimmen als eine Art der Ortsbewegung überhaupt, in denselben Schriften behandelt, die in diesem Werke im Abschnitt über „Ortsbewegung der Säugetiere usw.“ angeführt sind.

Schwimmen der Tiere im allgemeinen.

Unter Schwimmen im weitesten Sinn wird der Aufenthalt und die Bewegung in oder auf dem Wasser verstanden. In diesem Sinne gehören allen Tierkreisen Arten an, die schwimmen. Daraus geht schon hervor, daß eine unabsehbare Mannigfaltigkeit in Bau und Bewegungsweise der schwimmenden Tiere besteht. Nur über einen kleinen Teil davon liegen Angaben vor. Genauere Untersuchungen sind noch seltener.

Unter den Wirbeltieren sind in bezug auf das Schwimmen zunächst zwei Hauptgruppen zu unterscheiden, nämlich die Kiemenatmer, die dauernd unter Wasser leben, und die Luftatmenden, die sich nur zeitweilig unter Wasser aufhalten können. Diese beiden Gruppen lassen sich nicht ganz scharf trennen, weil es Arten gibt, die während eines Teiles ihres Lebens der einen, später der andern angehören (die Amphibien), oder gar je nach den Bedingungen, die sich ihnen darbieten, dauernd in der einen Gruppe bleiben oder in die andere übergehen (Amblystoma).

Statische Bedingungen.

Vom Standpunkt der Bewegungsphysiologie ist eine scharfe Grenze zu ziehen zwischen dem Schwimmen unter Wasser und dem Schwimmen auf dem Wasser. Die deutsche Sprache hat für diese ganz verschiedenen Begriffe nur das eine Wort, mit dem ohne Unterschied das Schwimmen eines Holzklotzes, eines Schwanes und eines Fisches bezeichnet wird. Es muß also hier eine Unterscheidung eingeführt werden: Schwimmen bloß im Gegensatz zu Sinken, das nur auf dem spezifischen Gewicht des schwimmenden Körpers im Verhältnis zu dem der umgebenden Flüssigkeit beruht, möge als Schweben oder Treiben auf dem Wasser bezeichnet werden. Die Betrachtung dieser Art des Schwimmens hält sich ganz auf dem Gebiete der Hydrostatik. Im Gegensatz dazu steht der Fall, daß ein spezifisch schwererer Körper durch Bewegungen einen Auftrieb im

Wasser erlangt, der ihn an der Oberfläche oder im Wasser schwebend erhält. Dies ist Schwimmen im engeren Sinne des Sprachgebrauchs. Im allgemeinen kann mit beiden Arten des Schwimmens auch Ortsbewegung des Körpers verbunden sein. Die Untersuchung der Bewegungskräfte fällt selbstverständlich in das Gebiet der Dynamik. Beim Schwimmen der Tiere wirken fast immer statische und dynamische Bedingungen zusammen.

Die statischen Bedingungen sind gegeben durch das spezifische Gewicht des Organismus und der Flüssigkeit, außerdem durch die Lage des Schwerpunktes zum Schwerpunkte der verdrängten Flüssigkeit.

Ist das spezifische Gewicht des Körpers geringer als das der Flüssigkeit, so wird er auch ohne Bewegung getragen, indem er nur so weit eintaucht, daß das Gewicht der verdrängten Flüssigkeit dem des Körpers gleich ist. Ist das spezifische Gewicht des Körpers größer als das der Flüssigkeit, so sinkt er unter, und zwar mit um so größerer Kraft, je größer der Unterschied seines Gewichts und des Gewichts der verdrängten Flüssigkeit.

Da alle Organismen zum größten Teil aus Wasser bestehen, ist ihr spezifisches Gewicht im allgemeinen nicht sehr von dem des Wassers verschieden. Genau kann es nicht angegeben werden, weil die Zusammensetzung des Körpers sich nicht gleichbleibt. Die meisten Gewebe haben etwas höheres spezifisches Gewicht als Wasser, nur fett- und lufthaltige Gewebe sind leichter.

Für Schwimmen oder Sinken ist ausschlaggebend der *Unterschied* zwischen den spezifischen Gewichten des Organismus und der von ihm verdrängten Flüssigkeit. Daher muß in jedem Falle auch die Beschaffenheit der Flüssigkeit in Betracht gezogen werden. Dies ist nicht immer beachtet worden. Das spezifische Gewicht des Seewassers ist höher als das des Süßwassers. Außerdem ist zu beachten, daß die Ausdehnung mit steigender Temperatur im Salzwasser und Süßwasser ganz verschiedenen Gesetzen folgt. Dies ist aus nachfolgender Zahlenübersicht zu erkennen:

Tabelle 1. Dichte des Wassers bei verschiedener Temperatur[1].

Temp.	Aq. dest.	Süßwasser	Seewasser
− 2°	(0,9996041)	1,0119419	1,0240446
− 1	(0,9997903)	1,0119794	1,0240301
0	0,9998676	1,0120000	1,0240000
+ 1	0,9999266	1,0120046	1,0239557
+ 2	0,9999680	1,0119937	1,0238976
+10	0,9997271	1,0114013	1,0229816
+20	0,9982303	1,0095966	1,0208873
+30	0,9956732	1,0068172	1,0179130

Ebenso ist auch der Ausdehnungskoeffizient der tierischen Gewebe[2] viel größer als der des Wassers, so daß das Gewicht eines Fisches im Vergleich zu dem des von ihm verdrängten Wassers bei steigender Temperatur abnimmt. Im Wasser schwebend oder auf dem Wasser treibend kann ein Körper nur in Gleichgewicht verharren, wenn sich sein Schwerpunkt gerade über oder unter dem Schwerpunkt des Auftriebes befindet. Der Schwerpunkt des Auftriebes ist identisch mit dem Schwerpunkt der verdrängten Flüssigkeitsmasse.

Die Schwimmbewegungen.

Die dynamischen Vorgänge beim Schwimmen betreffen teils die Erhaltung der Höhenlage im Wasser, indem durch Schwimmbewegungen Auftrieb erzeugt wird, zum andern Teil Ortsbewegung. Oft ist beides vereinigt, indem die Be-

[1] Entnommen aus der Tabelle von M. Knudsen, vgl. Krümmels Handb. d. Ozeanographie **1**, 232. Stuttgart 1901.

[2] du Bois-Reymond, R.: Volumänderungen organischer Gewebe usw. Sitzgsber. Ges. naturforsch. Freunde Berl. **1914**, 373.

wegung in waagerechter Richtung eine nach aufwärts gerichtete Widerstandskomponente hervorruft. Man kann also Bewegungen unterscheiden, die unmittelbar Auftrieb bewirken: Ruderschläge nach unten, und solche, die mittelbar Auftrieb erzeugen. Daneben kommen noch Bewegungen in Betracht, die zur Erhaltung einer gegebenen Lage des Körpers im Wasser dienen, falls nicht schon durch die statischen Bedingungen stabiles Gleichgewicht gegeben ist.

Für die Schwimmbewegungen gilt, wie für die Ortsbewegung überhaupt, daß der Antrieb nicht von der Muskeltätigkeit selbst, sondern von den Widerstandskräften ausgeht, die sich den Muskelbewegungen entgegenstellen. Bei der allseitigen Beweglichkeit des Wassers finden die Bewegungen des Körpers nirgends einen festen Angriffspunkt, sondern der Widerstand beschränkt sich auf das Beharrungsvermögen der ruhenden Wassermassen und deren innere und äußere Reibung.

Der Widerstand, den ein Körper bei der Bewegung im Wasser erfährt, ist von seiner Größe, Form und Geschwindigkeit abhängig und nimmt innerhalb der hier in Betracht kommenden Grenzen ungefähr mit dem Quadrat der Geschwindigkeit zu. Schnelle Bewegungen finden also viel größeren Widerstand als langsame. Daher kann auch eine gleichförmig hin und her gehende Bewegung, wenn sie in der einen Richtung schnell, in der andern langsam ausgeführt wird, einen starken Antrieb nach der einen Richtung bewirken.

Die Bedingungen für die Bewegung eines tierischen Körpers durch Ruderschläge seiner Glieder lassen sich auf folgende einfachere Bedingungen zurückführen: Der Widerstand des Rumpfes im Wasser werde gleichgesetzt dem Widerstand einer ebenen, senkrecht zur Fortbewegung liegenden Fläche F_R, ebenso der Widerstand der Gliedmaßen dem einer Fläche F_G. Die Größe dieser beiden Widerstände ist dann auszudrücken durch die Gleichungen:

$$W_R = c \cdot F_R \cdot v_R^2$$

und

$$W_G = c \cdot F_G \cdot v_G^2 ,$$

worin W die Widerstände des Rumpfes und der Glieder, F_R und F_G die Größen der betreffenden Flächen, c eine Konstante, die von der Dichte und Zähigkeit des Wassers abhängt, v_R und v_G die Geschwindigkeiten bedeuten, mit denen sich die Flächen bewegen. Im allgemeinen wird die Fläche des Rumpfes größer sein als die der Glieder. Sei das Verhältnis $n : 1$, so kann für die erste der beiden Gleichungen gesetzt werden:

$$W_R = c \cdot n \cdot F_G \cdot v_R^2 .$$

Die Muskelkräfte, die die Bewegung hervorbringen, wirken auf Rumpf und Glieder mit derselben Stärke in entgegengesetztem Sinne. Folglich müssen auch die Wirkungen nach beiden Seiten einander gleich sein. Also

$$c \cdot n \cdot F_G v_R^2 = c \cdot F_G \cdot v_G^2 .$$

Hieraus berechnet sich

$$v_R = \frac{1}{\sqrt{n}} \cdot v_G .$$

Während des Ruderschlages wird also der Rumpf um ein Stück vorwärts bewegt, das $\sqrt{n}$-mal kleiner ist als das, um das die Ruderfläche sich rückwärts bewegt. *Dies Verhältnis ist für die Vorwärtsbewegung günstiger als das Verhältnis der Flächen, und zwar um so mehr, je größer die Geschwindigkeit des Ruderschlages, die wiederum von der Größe der wirksamen Kraft abhängt.* Hierbei ist die Masse des Körpers nicht berücksichtigt. Zieht man in Rechnung, daß durch den Ruderschlag der Gliedmaßen die Masse des Körpers in Bewegung gesetzt

werden muß, so wird das Verhältnis der Bewegungsgrößen viel ungünstiger. Das wird aber wieder ausgeglichen durch den Umstand, daß die Masse des Körpers, wenn sie einmal in Bewegung gesetzt ist, auch nach Beendigung des Ruderschlages in ihrer Bewegung beharrt.

Schwimmen des Menschen.

Statische Bedingungen.

Die oft wiederholte Behauptung, alle Tiere könnten von Natur schwimmen, nur der Mensch nicht, entbehrt der Begründung. Einerseits ist nicht bewiesen, daß alle Tiere von selbst schwimmen können, und andererseits wird auch behauptet, daß auch Menschen sich über Wasser halten können, ohne schwimmen gelernt zu haben.

Der bloße Aufenthalt im Wasser bedingt eine nicht unbeträchtliche Anstrengung, weil der Wasserdruck die Erweiterung der Brusthöhle und damit die Einatmung erschwert. Dies ruft bei Ungeübten lebhafte Empfindung von Angst und Beklemmung hervor.

Der Körper des Menschen ist, wenn die Lungen einigermaßen mit Luft gefüllt sind, leichter als Wasser und kann ohne jede Bewegung auf dem Wasser treiben. Daher sagt *Brücke*[1] mit Recht: Die Schwimmkunst beruhe erstens auf dem Haushalten mit dem Atem und zweitens in der Ausführung zweckmäßiger Bewegungen.

Es scheint, daß man bei den Untersuchungen über das spezifische Gewicht des Körpers von dem Gedanken ausgegangen ist, den Körper sozusagen in einem normalen Zustande zu untersuchen. Daher werden Zahlen für die „mittlere" Füllung der Lungen angegeben, die höher sind als das spezifische Gewicht des Wassers[2]. Die „Mittelstellung" des Atemraumes ist aber keine feststehende Größe. Vom Standpunkte der Physiologie des Schwimmens wäre es richtiger, das spezifische Gewicht bei maximaler Füllung der Lungen anzugeben. Die tägliche Erfahrung lehrt, daß unter diesen Umständen der Körper einen beträchtlichen Auftrieb hat.

Die Ruhelage des Körpers, wenn er mit lufterfüllten Lungen auf dem Wasser treibt, ist stets die Rückenlage. Spezifisch leichte Menschen können dabei der ganzen Länge nach waagerecht an der Oberfläche liegen. Bei schwereren stellt sich der Körper annähernd senkrecht ein, und der Kopf muß stark zurückgelegt werden, damit Nase und Mund über Wasser bleiben.

Die Rückenlage gewährt dem Schwimmer große Erleichterung, weil dabei die Brustfläche sich dicht unter der Wasseroberfläche befindet und deshalb nur verhältnismäßig geringem Wasserdruck ausgesetzt ist.

Die Schwimmbewegungen des Menschen.

Die Schwimmbewegungen des Menschen können sehr mannigfacher Art sein. In den Lehrbüchern werden gewöhnlich die vom General von Pfuel für den Schwimmunterricht vorgeschriebenen Bewegungen in drei Zeiten so beschrieben, als sei dies die physiologische Form des Schwimmens. Die Fachschriften enthalten Beschreibungen dieser und anderer Arten zu schwimmen mit einem Beiwerk von Theorien, die einander oft widersprechen und zum Teil ganz unhaltbar sind. Soviel ich weiß, beruhen alle Angaben über Schwimm-

[1] Brücke v., E.: Vorlesungen über Physiologie. 3. Aufl., S. 533. Wien 1881.

[2] Mies: Über das spezifische Gewicht des menschlichen Körpers. Virchows Arch. **157**, 90 (1899).

bewegungen auf Selbstbeobachtung oder auf Beobachtung anderer, die durch keinerlei Hilfsmittel unterstützt ist. Zu einer wissenschaftlich brauchbaren Darstellung der Schwimmbewegungen fehlt also vor allem die zuverlässige Feststellung der Bewegungsform, wie sie für andere Bewegungen durch die Augenblicksphotographie geliefert wird. Unter diesen Umständen kann von einer genauen Analyse der Schwimmbewegungen keine Rede sein, im Gegenteil bestehen eine ganze Reihe sehr verschiedener Bewegungsformen annähernd gleichberechtigt nebeneinander. Eine natürliche Urform ist nicht herauszufinden, denn auch bei Urvölkern sind verschiedene Schwimmbewegungen im Gebrauch.

Nach der Lage des Körpers wird unterschieden zwischen Brust-, Rücken- und Seitenschwimmen. Die Bewegungen der Gliedmaßen kann man einteilen in gleichseitige und ungleichseitige, unter denen ich in Wintersteins Handbuch noch eine dritte Gruppe als „mittelbare Schwimmbewegungen" bezeichnet habe[1]. Beim gleichseitigen Schwimmen machen die beiden Arme und die beiden Beine gleiche Bewegungen. Solche Bewegungen können in Brustlage, wie beim Pfuel schen Schwimmen, oder auch in Rückenlage ausgeführt werden. Beim Seitenschwimmen können sich die beiden Körperhälften zwar nicht genau gleich, aber doch annähernd gleichförmig und, was die Beine betrifft, ganz gleichzeitig bewegen, so daß ein solches Schwimmen auf der Seite immerhin auch zum gleichseitigen Schwimmen zu rechnen ist.

Beim ungleichseitigen Schwimmen greifen dagegen die beiden Arme, und unter Umständen auch die beiden Beine, abwechselnd aus. Die vier Glieder können dabei wie beim Paßgang oder wie beim Schritt der Vierfüßer verwendet werden. Obgleich diese Art zu schwimmen noch vor kurzer Zeit im Vergleich zu der gleichseitigen Bewegung als höchst unvollkommen betrachtet wurde, ist sie seitdem als „Kriechstoß" zu einer der erfolgreichsten Arten des Schnellschwimmens ausgebildet worden.

Die Entwicklung der Schwimmkunst in neuerer Zeit scheint das Ziel zu verfolgen, dem Körper eine gleichmäßige Fahrt durchs Wasser zu geben. Das Pfuelsche Schwimmen zum Beispiel besteht aus einer Folge von einzelnen Stößen, zwischen denen die Gliedmaßen zum folgenden Stoß ausholen müssen und die beim Stoß erlangte Geschwindigkeit stark abnimmt. Die Bewegungen, durch die die Glieder zum neuen Stoße nach vorn gebracht werden, wirken in gewissem Grade als Ruderbewegungen rückwärts und halten die Fahrt auf. Die heutigen Kunstschwimmer machen dagegen nur mit den Armen große weit ausgreifende Bewegungen, wobei sie die Arme über dem Wasser, also ohne Widerstand, nach vorn bringen. Die Beine machen währenddessen fortwährend kurze schnelle Schläge vom Knie aus, die einen annähernd gleichmäßigen Antrieb nach vorn gewähren. Um dabei dem Körper die Lage zu geben, in der er den kleinsten Widerstand findet, nämlich der ganzenLänge nach an der Oberfläche des Wassers, darf der Kopf nicht aufgerichtet sein, sondern muß mit dem Gesicht ins Wasser versenkt bleiben. Der Schwimmer wendet nur ab und zu den Kopf zur Seite, um einen Atemzug zu tun. Die Atemtechnik macht also offenbar einen wesentlichen Teil dieser neuen Kunst aus. Von der Mechanik dieser Bewegungsweise ist wohl nur das mit einiger Sicherheit zu sagen, daß sie im Gegensatz zum gewöhnlichen Schwimmen mit vereinzelten Stößen eine annähernd gleichförmige schnelle Fahrt erreicht. Auch diese Angabe beruht freilich nur auf dem allgemeinen Eindruck beim Zuschauen, denn soviel ich weiß, gibt es weder Meßbilder noch andere Beobachtungen darüber, mit Ausnahme der bei Wettschwimmen gemessenen Geschwindigkeiten.

[1] du Bois-Reymond: Wintersteins Handb. d. vergl. Physiol. **3**, 147.

Auf der Strecke von 100 m erreichen die besten Wettschwimmer Geschwindigkeiten von etwa 1,66 m, also 100 m in der Minute, auf 1000 m etwa 1 m, also 1 km in 16 Minuten 36 Sekunden. Das Rückenschwimmen auf etwa 100 bis 200 m Entfernung ist um etwa 20% langsamer. Bei Schwimmfahrten auf freiem Wasser und große Strecken, wie beim Überschwimmen von Meeresarmen, kommt neben der mechanischen Leistung des Schwimmers die Bewegung und die Temperatur des Wassers wesentlich in Betracht.

Schwimmen der Säugetiere.

Über das Schwimmen von Säugetieren finden sich hier und da zerstreut Angaben, die aber nicht so zahlreich sind, daß sie von einheitlichen Gesichtspunkten aus zu einer allgemeinen Darstellung zusammengefaßt werden könnten.

Bei einigen Ordnungen ist der gesamte Körper, bei anderen sind einzelne Organe an das Leben im Wasser angepaßt.

Zu den ersten gehören die Cetaceen. In mechanischer Beziehung steht ihr Schwimmen dem der Fische sehr nahe, doch besteht ein wesentlicher Unterschied darin, daß bei den Cetaceen die Schwanzflosse nicht in der Medianebene, sondern in frontaler Ebene liegt. Die Ruderbewegungen werden also in senkrechter Ebene, in Form von Schlägen nach oben und unten ausgeführt.

Sirenia und Pinnipedia leben ebenfalls fast ausschließlich in und auf dem Wasser. Diese beiden Ordnungen sind weit getrennten Ursprungs, da die Sirenia den Ungulaten, die Pinnipedia den Carnivoren am nächsten verwandt sind. In mechanischer Hinsicht stehen beide auf ungefähr der gleichen Stufe der Anpassung an das Wasser, mit dem Unterschied, daß die Seekühe keine hinteren Extremitäten, dafür aber eine waagerecht stehende Schwanzflosse haben, während bei Seehunden und Walrossen die hinteren Extremitäten die Schwanzflosse ersetzen. Erwähnenswert scheint mir noch, daß die Seelöwen und die Kegelrobbe, wahrscheinlich also auch andere Arten, als Ruhelage im Wasser die Lage mit der Brust nach oben bevorzugen.

Tiere der zweiten obenerwähnten Gruppe finden sich in vielen Ordnungen.

Die Montremen vertritt das Schnabeltier, das durch Körperform und Schwimmhäute als Wasserbewohner gekennzeichnet ist.

Unter den Huftieren ist der Tapir zu nennen, der nicht nur an und auf dem Wasser lebt, sondern auch taucht.

Zahlreiche Büffel- und einige Antilopenarten halten sich vorzugsweise im Wasser auf.

Von den Dickhäutern ist das Nilpferd ohne besondere Umformung durch die Abrundung seiner Linien zum Schwimmen besonders befähigt. Ohren und Nase können wie bei den Seesäugetieren zum Zwecke des Tauchens fest verschlossen werden. Auch die Elefanten schwimmen sehr gut, benutzen aber diese Fähigkeit in der Freiheit nur selten, etwa um einen Wasserarm zu überschreiten.

Unter den Nagern sind Biber und Biberratte anzuführen, bei denen die Schwimmhäute und die Bildung des Schwanzes, der beim Biber ein breites, in frontaler Ebene liegendes Ruder darstellt, bei der Biberratte in sagittaler Ebene abgeflacht ist, an das Schwimmen angepaßt sind. Viele andere Nager, wie das amerikanische Wasserschwein Hydrochoerus und die einheimische Wasserratte, lassen dagegen keine Anpassung an das Wasser erkennen, obgleich sie fortwährend schwimmen.

Ebenso ist unter den Insektenfressern die Wasserspitzmaus außerordentlich geschickt im Schwimmen und Tauchen, „läuft, sogar im Winter unter dem Eise,

auf dem Grunde des Wassers umher"[1], während ihr Körperbau von dem anderer Spitzmäuse nicht wesentlich abweicht.

Unter den Raubtieren hat der Fischotter Schwimmhäute und eine südamerikanische Art sogar einen in frontaler Ebene stehenden platten Ruderschwanz. Der Eisbär ist als vortrefflicher Schwimmer bekannt, ohne daß an ihm besondere Anpassung nachzuweisen wäre.

Schon diese Zusammenstellung bestätigt, daß die Anlage zum Schwimmen bei den Säugetieren in so ungleichem Maße vorhanden ist, daß sie nicht einheitlich betrachtet werden kann. Nochmals sei hervorgehoben, daß manche Arten sich im Schwimmen hervortun, ohne sich im Körperbau merklich von solchen Arten zu unterscheiden, die sich nur auf dem Trocknen bewegen. Man wird daraus schließen dürfen, daß viele Säugetierarten schwimmen können, die es doch nie tun. Wenn solche Tiere ins Wasser geraten, wird es von zufälligen Umständen abhängen, ob sie von ihrer Fähigkeit erfolgreichen Gebrauch machen oder nicht, und man wird gut tun, vereinzelte Beobachtungen solcher Fälle nicht gleich als allgemeine Regel aufzufassen.

Über die Schwimmbewegungen der Säugetiere im einzelnen sind mir keine Angaben bekannt.

Schwimmen der Vögel.

Bei den Vögeln, die ja sehr viele in Bau und Lebensweise ganz verschiedene Arten umfassen, ist die Fähigkeit zu schwimmen in sehr verschiedenem Maße ausgebildet.

Auch diejenigen Vögel, die nicht gewohnheitsmäßig schwimmen, werden, wenn sie ins Wasser kommen, durch ihr Federkleid und ihre inneren Luftsäcke über Wasser gehalten. Bei den Landvögeln hält aber das Federkleid das Wasser nur kurze Zeit ab, nach einigen Minuten wird es durchtränkt, und der Vogel sinkt tiefer ein. Bei den Schwimmvögeln dagegen ist die Anordnung und Einfettung der Federn so beschaffen, daß sie dauernd eine trockene Hülle bilden, die eine so große Menge Luft einschließt, daß das spezifische Gewicht des Gesamtkörpers nur etwa 0,3 beträgt. Daher liegen die Schwimmvögel: Schwan, Gans, Ente, Möven, Seeschwalben u. a. m. ohne jede Anstrengung hoch auf dem Wasser und können sich beliebig, selbst im Schlafe, darauf treiben lassen.

Ihre Schwimmbewegungen machen aber einen ungeschickten Eindruck und fördern nicht schnell, obgleich die Ruderfläche ihrer Schwimmhäute beträchtlich ist und die Füße bei der Bewegung nach vorn ganz schmal zusammengelegt werden. Bemerkenswert ist, daß die Schwimmvögel gewöhnlich ungleichseitig rudern, aber wenn sie schnell vorwärtskommen wollen, zu gleichzeitigen Stößen mit beiden Füßen übergehen.

Eine viel höhere Stufe erreicht die Schwimmkunst bei den Tauchervögeln. Ihr Untertauchen an sich bietet ein Problem dar, weil bei ihrem geringen spezifischen Gewicht eine beträchtliche Arbeit dazu gehören muß, den Körper unter das Wasser zu drücken und ihn da zu erhalten. Milne-Edwards[2] führt ein Versuchsergebnis an, das diesen Umstand in helles Licht stellt: Der Körper eines Pelikans, der 4 kg wog, trug nicht weniger als 10 kg Eisen unter Wasser, woraus sich ein Auftrieb von mindestens 7.5 kg ergibt. An den Haubentauchern kann man beobachten, daß sie nur, wo sie sich sicher fühlen, wie ein Schwan oder eine Ente auf dem Wasser schwimmen. Glauben sie sich verfolgt, so liegen

---

[1] Blasius, J. H.: Fauna der Wirbeltiere Deutschlands **1**, 123 (1857).
[2] Milne-Edwards: Physiologie comparée **11**, 74.

sie so tief im Wasser, daß der Rücken kaum über der Oberfläche erscheint oder gar nur der Kopf, ja die Schnabelspitze allein über Wasser ist. Vermutlich wird dies durch Veränderungen in der Füllung der Luftsäcke erreicht.

Aus der Geschwindigkeit, mit der die Tauchervögel große Strecken unter Wasser zurücklegen, ist zu erkennen, daß sie sich unter Wasser ihrer Flügel als Ruder bedienen. Von den besten Tauchern, den Lummen und Pinguinen, ist dies bekannt. Die Flügel der Pinguine sind zum Fliegen überhaupt zu klein und nur zum Gebrauch als Flossen geeignet. Für diese Vögel, die sich auf dem Lande nur langsam watschelnd, in der Luft gar nicht bewegen können, ist das Schwimmen die angemessene Bewegungsweise.

Schwimmen der Reptilien und Amphibien.

Zwischen dem Schwimmen der Vögel und dem der Reptilien kann man eine gewisse Ähnlichkeit in dem Punkte finden, daß die Schildkröten und die Schlangen ein verhältnismäßig geringes spezifisches Gewicht haben. Das Schwimmen von Emys ist in mechanischer Beziehung gewissermaßen dem der Ente zu vergleichen. Die Ringelnatter, deren Schwimmfertigkeit in der Literatur[1] oft hervorgehoben wird, bewegt sich zwar auf dem Wasser sehr anmutig, aber nicht schnell. Sie treibt sich durch große seitliche Schlängelbewegungen vorwärts, ihr runder, leicht auf dem Wasser liegender Körper findet aber zu wenig Widerstand, um schnell gefördert zu werden. Viel besser mögen die mit einem senkrechten, abgeplatteten Ruderschwanz versehenen Hydrophiden der tropischen Meeresküsten schwimmen.

Alle schwimmenden Reptilien sind zugleich ausgezeichnete Taucher, weil sie, als Kaltblüter, die Luft sehr lange Zeit entbehren können. Es sei gestattet, hier eine Angabe, die eigentlich in die Lehre von der Atmung gehört, anzuführen, weil sie das Bild von der Bewegungsweise der betreffenden Tiere zu ergänzen geeignet ist: Parker[2] berichtet, daß Seeschildkröten etwa dreiviertel Stunden freiwillig unter Wasser bleiben. Eine Caretta, die er zum Versuch unter Wasser abgeschlossen hielt, ertrank schon in anderthalb Stunden. Zwischen Kaiman und Alligator fand er in dieser Hinsicht einen auffälligen Unterschied: Kaimans blieben im Durchschnitt von 5 Versuchen, unter Wasser gehalten, nur weniger als eine Stunde lang am Leben, während Alligatoren (4 Versuche) fünf bis sechs Stunden lang aushielten. Von den Sauriern sind nur die Krokodile an das Leben im Wasser angepaßt. Ihr Schwimmen dürfte dem der geschwänzten Amphibien nahestehen. Von diesen ist anzumerken, daß sie sich der Extremitäten nur bei langsamem Schwimmen bedienen, sobald sie aber schnell schwimmen wollen, die Gliedmaßen anlegen und mit dem Schwanz und dem ganzen Körper starke Schlängelbewegungen machen. Sie bedürfen daher auch keiner Schwimmhäute. Auch der gefleckte Salamander, der im allgemeinen Landtier ist, und einen runden, nicht zum Ruder ausgebildeten Schwanz hat, schwimmt auf diese Weise sehr schnell und geschickt. Die schlangen- oder aalähnlichen Armmolche entbehren der hinteren Extremitäten gänzlich, was aber nach dem Gesagten ihrer Schwimmfähigkeit keinen Eintrag tut.

Die Frösche schwimmen ebenfalls auf verschiedene Weise, je nachdem sie sich langsam oder schnell von der Stelle bringen wollen. Im ersten Fall rudern sie mit Beinen und Armen in schreitender Bewegung, im zweiten legen sie die

---

[1] Vgl. u. a. Heck: Das Tierreich **2**, 185 (1897).

[2] Parker, G. H.: The time of submergence necessary to drown alligator and turtles. Occasional papers of the Boston Soc. of Nat. Hist. **5**, 157 (1925).

Arme an und machen mit den Beinen gleichseitige kräftige Schwimmstöße. Ihr Körper ist, trotz seiner Breite, wegen seiner rundlichen Gestalt und des glatten Auslaufes der Linien an den gestreckten Hinterbeinen gar nicht schlecht geeignet, das Wasser zu durchschneiden. Die Ruderfläche der Füße ist außerordentlich groß. Sie beträgt bei einem 9 cm langen Frosch für beide Füße zusammen 12 qcm, ist also wesentlich größer als der Querschnitt des Rumpfes. Daher kann sich der Frosch auch nach jedem Schwimmstoß ohne Bewegung eine Strecke fortschießen lassen. Allerdings pflegt er nicht mehr als einige Meter weit hintereinander auf diese Weise zu schwimmen. Diese Angaben lassen erkennen, daß die seinerzeit von den Anhängern der Pfuelschen Lehrmethode[1] verbreitete Meinung, die Pfuelschen Schwimmbewegungen seien den Bewegungen des Frosches nachgebildet, nur in sehr beschränktem Maße zutrifft.

Schwimmen der Fische.

Für Fische, die unter Wasser leben, ist das Schwimmen etwas anderes als für die luftatmenden Tiere. Ihr spezifisches Gewicht wird dadurch reguliert, daß die Schwimmblase gerade so weit mit Luft gefüllt ist, daß der Körper des Fisches sich mit dem umgebenden Wasser im Gleichgewicht befindet. Dabei handelt es sich aber immer nur um labiles Gleichgewicht, denn sobald sich der Fisch auch nur im geringsten der Oberfläche nähert, wird der Wasserdruck, unter dem er sich befindet, geringer, die Luft in der Schwimmblase dehnt sich aus, das spezifische Gewicht wird kleiner, und so entsteht ein Auftrieb, der den Fisch mit zunehmender Kraft an die Oberfläche treiben würde, wenn er dies nicht durch Ruderarbeit verhinderte. Umgekehrt wird die Luft in der Schwimmblase, sobald der Fisch nur im mindestens sinkt, durch den zunehmenden Wasserdruck zusammengepreßt, der Auftrieb wird geringer, und der Fisch würde mit zunehmendem Übergewicht versinken, wenn er sich nicht durch Ruderarbeit oben hielte. Man hat früher angenommen, daß der Fisch die Größe der Schwimmblase durch Muskeltätigkeit beeinflussen könne, so daß er die Einwirkung des äußeren Druckes durch Veränderung des Muskeldruckes ausgleichen und sein spezifisches Gewicht dauernd gleich erhalten könne. Diese Annahme ist jedoch durch zahlreiche Versuche widerlegt. Es ist nämlich nachgewiesen, daß sich das Volumen des Fisches, wenn er im Wasser emporsteigt, nicht vor dem Aufsteigen, sondern erst mit dem Aufsteigen vergrößert. Der Fisch erweitert also nicht seine Schwimmblase, um sich das Aufsteigen zu erleichtern, sondern die Blase dehnt sich erst in dem Maße aus, in dem der Wasserdruck abnimmt.

Dagegen wird auf eine andere Weise, aber nur im Laufe längerer Zeit, die Füllung der Schwimmblase tatsächlich dem Erfordernis angepaßt, daß der Fischkörper mit dem umgebenden Wasser im Gleichgewicht sei. Dies hat Baglioni[2] durch folgende Versuche gezeigt: Wenn man an einem Fisch ein Gewicht befestigt und es nach einigen Tagen wieder abnimmt, findet man, daß der Fisch spezifisch leichter geworden ist. Nimmt man statt des Gewichtes ein Stück Kork, so findet man nach einigen Tagen das spezifische Gewicht erhöht. Die Veränderung des spezifischen Gewichtes kommt dadurch zustande, daß im ersten Falle Gas (vorwiegend Sauerstoff) ins Innere der Schwimmblase abgesondert und diese dadurch ausgedehnt wird, während im zweiten Fall das in der Blase befindliche Gas resorbiert wird, so daß sie sich zusammenzieht.

[1] Vgl. G. Parthey: Jugenderinnerungen, Privatdruck **2**, 142. Berlin 1907.
[2] Baglioni: Zur Physiologie der Schwimmblase. Z. allg. Physiol. **8**, 1 (1908).

Die Füllung der Schwimmblase hat, wie aus diesen Beobachtungen hervorgeht, merklichen Einfluß auf die Schwimmtätigkeit, aber nicht in der Weise, wie früher angenommen wurde. Hierzu ist noch zu bemerken, daß manche Arten Fische gar keine Schwimmblase haben. Unter diesen sind solche, die sehr wechselnde Tiefen aufsuchen, wie die Haie. Andererseits haben die Pleuronectiden in ihren Jugendformen, solange sie sich an der Oberfläche des Meeres aufhalten, eine Schwimmblase, die aber schwindet, wenn sie ihr erwachsenes Dasein auf dem Sande des Grundes beginnen.

Übrigens steht die in der Schwimmblase eingeschlossene Luft im lebendigen Fisch offenbar doch unter einem gewissen Druck, der wohl vom Tonus der Muskeln in den Wänden der Leibeshöhle herrühren mag. In der Tiefe getötete Fische treiben nämlich alsbald an die Oberfläche. Aus diesem Umstande ist vielleicht auch die Angabe[1] Hartings zu erklären, daß die Schwimmblase sich bei Verminderung des äußeren Wasserdrucks weniger vergrößert, als sie sich bei ebenso großer Vermehrung des Wasserdrucks verkleinert.

An tot oder krank an die Oberfläche kommenden Fischen kann man sehen, daß sie mit dem Bauch nach oben schwimmen. Daraus ist zu schließen, daß der Schwerpunkt des Fischkörpers im allgemeinen über dem Schwerpunkt des Auftriebes liegt, daß also die stabile Gleichgewichtslage des Fischkörpers die mit dem Bauche nach oben ist, und daß die normale Schwimmstellung mit dem Rücken nach oben nur durch Ruderarbeit der Flossen innegehalten wird. Günther[2] hat beobachtet, daß Fische, denen alle Flossen abgeschnitten sind, den Bauch nach oben kehren. Bei Abel[3] findet sich die Angabe, daß Welse, eine in der Tiefe auf dem Grunde lebende Art von Fischen, mit dem Bauche nach oben zu liegen pflegen.

Die Schwimmbewegungen der Fische sind in den Hauptzügen dreierlei Art: Ruderschläge der Schwanzflosse, Steuertätigkeit der Brustflossen, Wellenbewegung von Flossensäumen.

Die Ruderschläge der Schwanzflosse bestehen in abwechselnder Beugung des Schwanzes nach beiden Seiten. Man könnte glauben, daß durch solches Hinundherschlagen kein Antrieb nach vorn entstehen könnte. Das wäre aber ein Irrtum.

Wenn eine ebene Ruderfläche, um eine senkrechte Achse an ihrem vorderen Rande drehbar, aus der Mittellage heraus einen Ausschlag nach einer Seite macht, erfährt sie allerdings einen Widerstand von schräg vorn, der also rückwärtstreibend wirkt. Dabei wird aber auch das umgebende Wasser in Bewegung gesetzt. Folgt nun der Ausschlag in entgegengesetzter Richtung, so trifft er das bewegte Wasser, trifft also stärkeren Widerstand als der erste Schlag. Geht nun der Schlag durch die Mittellage hindurch auf die andere Seite hinüber, so trifft er hier auf Wasser, das schon im Ausweichen begriffen ist, und der Rücktrieb fällt hier schwächer aus. Bei der Umkehrung trifft die Ruderfläche wieder auf verstärkten Widerstand, und so ergibt sich im ganzen ein Überschuß des Antriebes nach vorn über den rückwärts gerichteten Teil des Antriebes. Es muß allerdings noch in Betracht gezogen werden, daß die Ruderfläche mit dem Körper verbunden ist und sich daher mit diesem vorwärts bewegt, wodurch die Wirkung der Widerstände, die sie von vorn treffen, größer wird. Dafür handelt es sich aber bei der Bewegung der Fische weder um ebene starre Ruderflächen noch um gleichförmig hin und her wirkende Bewegung. Indem der Fischschwanz sich biegt, kommt er in Stellungen, die dem Antrieb viel günstiger sind als die

[1] Harting: Le physomètre etc. Arch. néerl. Physiol. 7 (1872).
[2] Günther, A.: An introduction to the study of Fishes, S. 44. Edinburgh 1880.
[3] Abel: Paläobiologie, S. 709. Stuttgart 1912.

des ebenen Ruders, und indem der Fisch gerade in den günstigsten Stellungen die größte Kraft anwendet, kommt ein sehr wirksamer Antrieb zustande.

Die Ruderbewegungen können bei langsamem Schwimmen auch die Form annehmen, daß der obere Teil der Flosse nach der einen und gleichzeitig der untere nach der andern Seite ausschlägt. Dann entsteht eine Wirkung, die mit der einer Schiffsschraube verglichen worden ist. Dabei ist aber der große Unterschied nicht berücksichtigt, daß die Schiffsschraube dauernd in gleichem Sinne umläuft, während der Fischschwanz nur je ein kurzes Stück der Umläufe von einer rechts und einer links gewundenen Schraube nachmacht.

Über das Schwimmen einzelner Arten von Fischen liegen nur wenig Untersuchungen vor.

Die Gesamtarbeitsleistung hat Puetter[1] mit Prandtls Hilfe zu messen gesucht. Der Widerstand am Körper einer Forelle von 21,5 cm Länge bei 0,35 m war unter 0,1 g. Mit dieser Geschwindigkeit schwimmend würde also die Forelle für jeden Meter Weges 0,0001 mkg Arbeit zu verrichten haben.

Regnard[2] fand, daß ein 90 g schwerer Karpfen beim Schwimmen eine Zugkraft von 170 g ausüben konnte. Derselbe Fisch soll aber schnell ermüdet sein, wenn er das Zehnfache seiner Länge in jeder Sekunde schwamm. Hiernach würde, wie zu erwarten war, zwischen der Schwimmleistung der Forelle und des Karpfens ein sehr großer Unterschied bestehen.

Eine Beziehung zwischen der Form der Schwanzflosse und der Lebensweise ist von F. E. Schulze zuerst erkannt worden und dann von Ahlborn[3] bei verschiedenen schwimmenden Tieren nachgewiesen worden. Man bezeichnet den Fall, daß der Schwanz oben und unten gleichgestaltet ist, als Homocerkie, den Fall, daß der obere oder untere Teil der Flosse stärker entwickelt ist, als Heterocerkie. Ahlborn unterscheidet die Formen, die dem Schwanz Auftrieb geben, als epibatische von denen, die dem Schwanz Abtrieb geben, den hypobatischen. Die Wirkung dieser Flossen auf die Bewegung des Gesamtkörpers ist gerade umgekehrt.

Über die Wirkungen der einzelnen Flossen hat man Versuche angestellt, indem man die Störungen beobachtete, die eintreten, wenn man die Flossen abschneidet[4]. Die Brustflossen dienen nur langsamen Bewegungen, vor allem der Erhaltung der normalen Lage im Wasser. Bei manchen Arten sind sie zu Stacheln oder Stützen ausgebildet, die zum Kriechen auf dem Grunde dienen.

Die Flossensäume bei aalartigen Fischen sowie die Randflossen der Rochenarten und der Pleuronectiden wirken dadurch vorwärtstreibend, daß sie Wellenbewegungen ausführen. Die Biegungen sind bei den Aalen seitlich, bei den Rochen senkrecht gerichtet. Marey[5] gibt eine vortreffliche photographische Aufnahme von der Bewegung des Rochens. Bemerkenswert ist, daß die Aale dadurch, daß sie die Wellenbewegung umkehren, ebensowohl rückwärts wie vorwärts schwimmen können.

Die Flossenbewegung der Seepferdchen ist eine außerordentlich schnelle Wellenbewegung. Die Frequenz der Einzelbewegungen ist zu 20 in der Sekunde bestimmt worden. Die Muskeln der Flossen zeigen histologische Eigentümlichkeiten, die von Rollett[6] untersucht und beschrieben worden sind.

---

[1] Puetter: Vrgl. Physiol. V, Jena **1911**, 475.

[2] Regnard: Dynamomètre etc. C. r. Soc. Biol. Paris **1893**, 80.

[3] Ahlborn: Über die Bedeutung der Heterocerkie. Z. wiss. Zool. **61** (1893).

[4] Vgl. oben S. 303, Anm. 2.

[5] Marey: D'Arsonvals Traité de physique biol. **1**, 255. Paris 1901.

[6] Rollett: Über die Flossenmuskeln des Seepferdchens usw. Arch. mikrosk. Anat. **36**, 233 (1888).

Das Schwimmen der wirbellosen Tiere.

Von

W. v. Buddenbrock

Kiel.

Mit 22 Abbildungen.

Zusammenfassende Darstellungen.

Bois-Reymond, du: Physiologie der Bewegung. Wintersteins Handb. d. vergl. Physiol. **3**, 1. — Hesse-Doflein: Tierbau und Tierleben. Bd. 1 Planktonkunde. Teubner 1910.

Spezialliteratur: Alverdes: Neue Bahnen in der Lehre vom Verhalten der niederen Organismen. Berlin: Julius Springer 1923. — Baldus: Untersuchungen zur Analyse der Zwangsbewegungen der Insekten. Z. vergl. Physiol. **6** (1927). — Bethe: Vergleichende Untersuchungen über die Formation des Zentralnervensystems der Arthropoden. Pflügers Arch. **68** (1897). — Buddenbrock, v.: Die Statocyste von Pecten. Zool. Jb., Abt. Physiol. **35** (1914). — Brandt: Die koloniebildenden Radiolarien des Golfs von Neapel. Fauna und Flora des Golfs von Neapel. **13** (1885). — Fraenkel: Der statische Sinn der Medusen. Z. vergl. Physiol. **2** (1925). — Gelei, v.: Zilienstruktur und Zilienbewegung. Verh. dtsch. zool. Ges., 31. Vers. 1926. — Krijgsmann: Beiträge zum Problem der Geißelbewegung. Arch. f. Prot.kunde **52** (1925). — Lengerken, v.: Biologie der Tiere Deutschlands, Coleopteren-Lfg. 24. — Metzner: Zur Mechanik der Geißelbewegung. Biol. Zbl. **40** (1920). — Olmsted: The role of the nervoussystem in locomotion of certain marine Polyclads. J. of exper. Zool. **36** (1922). — Reibisch: Handb. d. Zool. **3**. Die Amphipoden. — Spandl: Biologie der Tiere Deutschlands. Copepoden Lfg. 19 Storch: Biologie der Tiere Deutschlands. Cladoceren Lfg. 15 Uexkuell, v.: Der Blutegel. Z. Biol. **46** (1905). — Viets: Biologie der Tiere Deutschlands. Hydracarinen. Lfg. 3.

Wunder: Die Schwimmbewegungen von Bucephalus polymorphus. Z. vergl. Physiol. **1** (1924).

Die Fähigkeit, im freien Wasser zu schwimmen oder zu schweben, ist bei den wirbellosen Tieren ganz ungemein verbreitet. Man kann sagen, daß eigentlich sämtliche Tierstämme, von den Protozoen bis hinauf zu den Arthropoden, eine größere oder geringere Zahl von Arten besitzen, die an eine frei schwimmende Lebensweise angepaßt sind. Die Zahl der Schwimmer wächst ins Ungemessene, wenn man nicht nur das erwachsene Tier, sondern auch die Jugendstadien mit einbezieht. Hier gilt das Gesetz, daß die Larven der meisten am Meeresboden lebenden Tiere zunächst ein pelagisches Leben führen. Dies bedeutet aber, daß eigentlich alle Meerestiere überhaupt mit sehr wenigen Ausnahmen einen Teil ihres Lebens freischwimmend verbringen.

Die Fähigkeit zum Leben im freien Wasser beruht entweder darauf, daß das Tier aktive Schwimmbewegungen ausführt oder daß es von selbst schwebt. Viele Tiere verfügen über beide Prinzipien zugleich.

Die Verringerung des spezifischen Gewichts kann so weit gehen, daß gewisse Tiere nicht unbedeutend leichter als das Wasser sind, so daß sie, sich selbst überlassen, an der Oberfläche treiben. Das charakteristischste Beispiel für ein solches Verhalten liefern gewisse Siphonophoren: *Velella* und *Physalia*, die mit Hilfe

eines luftgefüllten Floßes, das frei in die Luft ragt, ständig an die Oberfläche des Meeres gebunden sind. Spezifisch leichter als Wasser sind auch die meisten Wasserinsekten, und zwar infolge der Atemluft, die sie entweder im Tracheensystem selbst oder als äußeres Luftreservoir am Bauch oder Rücken mit sich führen.

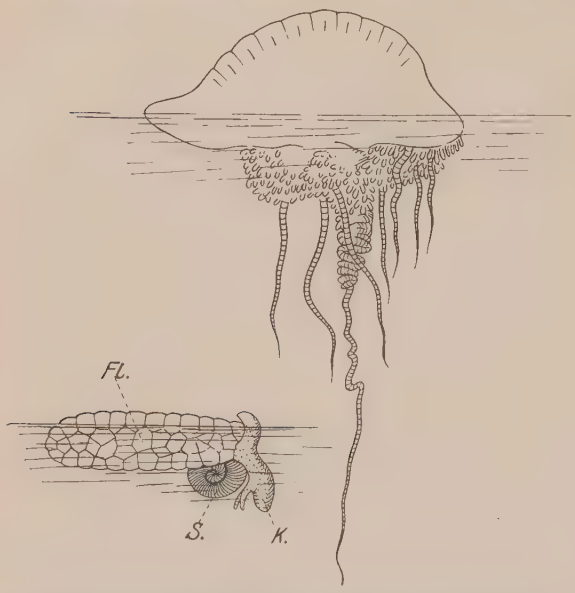


Abb. 137. Schwimmende Tiere, die leichter als Wasser sind. a) die Siphonophoren Physalia, b) die Hochseeschnecke Janthina. *K.* Kopf; *S.* Schale; *Fl.* Floß.

Ein besonders interessantes Beispiel eines schwimmenden Tieres, welches sich leichter macht als das Wasser, ist die pelagische Schnecke Janthina. Sie erzeugt durch Schleimabsonderung ein großes, von vielen Luftblasen durchsetztes Floß, an dem sie mit dem Kopf nach unten sich aufhängt (s. Abb. 137).

Eine nicht geringe Zahl anderer Tiere sind ihrem Gewicht nach gerade so eingestellt, daß sie im Wasser schweben, sie sind also gleich schwer wie dieses. Ein besonders schönes Beispiel hierfür liefern die Radiolarien. Diese zu den Rhizopoden gehörenden Protozoen besitzen zwar in der Regel ein Kieselskelett, das bedeutend schwerer als das Meerwasser ist, aber sie gleichen dies dadurch aus, daß sie zuinnerst, in der sog. Zentralkapsel, eine oder mehrere spezifisch leichtere Ölkugeln tragen. Ferner wird die Peripherie des meist kugeligen Körpers sehr oft von einer Gallerte gebildet, die von zahlreichen Vakuolen durchsetzt ist. Diese Vakuolen sind nun nach Brandt nicht mit Seewasser gefüllt, sondern mit einer vom Tier selbst ausgeschiedenen spezifisch leichteren Flüssigkeit.

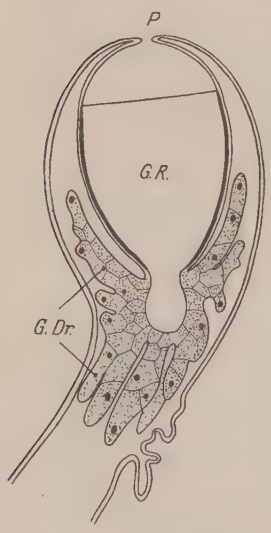


Abb. 138. Pneumatophor an der Spitze des Stammes einer schwebenden Siphonophore nach Chun. *G.Dr.* Gasdrüse, *G.R.* Gasraum, *P.* Porus.

Gasgefüllte Hohlräume sind auch unter diesen typischen Schwebern weitverbreitet. So tragen die meisten Siphonophoren an der Spitze ihres Stammes ein sog. Pneumatophor, das im wesentlichen aus einem ovalen, mit Gas gefüllten Hohlraum besteht, in dessen unteres Ende eine Gasdrüse einmündet. Überschüssiges Gas kann nach Bedarf durch einen feinen Porus entfernt werden; diese Tiere vermögen also durch Veränderung ihres spezifischen Gewichts nach Belieben in die oberen Meeresschichten aufzusteigen oder in die Tiefe zu sinken. Bei einer pelagischen Aktiniengattung, *Minyas*, ist die Fußscheibe stark nach innen eingebuchtet und die so entstandene Höhle mit einer schaumigen Chitinmasse angefüllt, die zahlreiche Gashohlräume einschließt. Gasführende Hohlräume finden sich ferner in großer Zahl in der gekammerten Schale des zu den Tintenfischen ge-

hörigen *Nautilus*. Ein sehr schönes Beispiel für ein vollkommenes Schweben im Wasser liefern die Larven der Mückengattungen *Corethra*, *Mochlonyx* u. a. (s. Abb. 139). Diese nahezu durchsichtigen Tiere liegen im Wasser völlig horizontal und sinken auch beim Ausbleiben jeder Eigenbewegung niemals ab. Es kommt dies daher, daß sie im Vorder- und im Hinterkörper je zwei Schwimmblasen besitzen, die morphologisch Reste des sonst rückgebildeten Tracheensystems sind.

Bedeutend die größte Zahl aller schwimmenden Tiere ist indessen schwerer als Wasser; sie würden ohne aktive Aufwärtsbewegung zu Boden sinken. Auch für sie sind indessen Schwebevorrichtungen von großer Wichtigkeit und daher weitverbreitet. Unter ihnen steht die Verringerung des spezifischen Gewichts mit an erster Stelle. Wenigstens ist es eine Tatsache, daß bei sehr vielen Hochseetieren (Planktonten) der Wasserreichtum der Gewebe erstaunlich hoch ist; er kann unter Umständen über 99% betragen (gewisse Rippenquallen). Eine weitere sehr wichtige Rolle bei der Verhinderung des zu schnellen Absinkens spielt die Vergrößerung der Oberfläche. Sie kann auf zwei durchaus verschiedene Weisen erreicht werden; entweder durch maximale Längsstreckung des Körpers, was naturgemäß zu einer recht großen relativen Oberfläche führt, oder, und dies ist das häufigere, durch Ausbreitung des Körpers in einer Ebene. Es kann dies entweder durch Abflachung und Verbreiterung des Körpers selbst geschehen oder durch einen reichen Borstenbesatz der Extremitäten (s. Abb. 140).

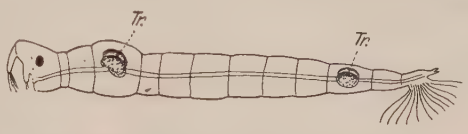


Abb. 139. Larve von Corethra plumicornis, *Tr.* Tracheenblasen. (Aus LAMPERT.)

Die aktiven Schwimmbewegungen der wirbellosen Tiere zeigen, entsprechend dem vielgestaltigen Bau dieser Tiere, eine außerordentliche Mannigfaltigkeit. Selbst innerhalb einer Gruppe können die verschiedensten Methoden entwickelt sein. Es erscheint daher vorteilhafter, die einzelnen Tierstämme gesondert zu betrachten.

Bei den *Protozoen* ist das Schwimmen mit Geißeln oder Cilien am verbreitetsten. Die Bewegung beider Elemente ist charakteristisch verschieden. Die Cilien, die gewöhnlich in großer Zahl vorhanden sind, bewegen sich immer nur in einer Ebene. Sie schlagen, ohne sich sehr zu krümmen, nach hinten (aktiver Schlag), das Wiederaufrichten geschieht dagegen unter starker Krümmung, um den Wasserwiderstand möglichst klein zu halten. Die Geißeln beschreiben wahrscheinlich meist eine ähnliche Kurve, ihre Bewegung ist aber sicherlich bei den einzelnen Arten recht verschieden. Früher nahm man ganz allgemein an, daß die Geißel stets eine Schraubenbewegung ausführe und das Tier gewissermaßen durch das Wasser schraube (BEUTSCHLI). Es ist wohl sicher, daß es in der Tat auch solche Bewegungsformen gibt, aber sie sind nicht die einzigen. METZNER machte es wahrscheinlich, daß die Geißeln mancher Flagellaten einen trichterförmigen

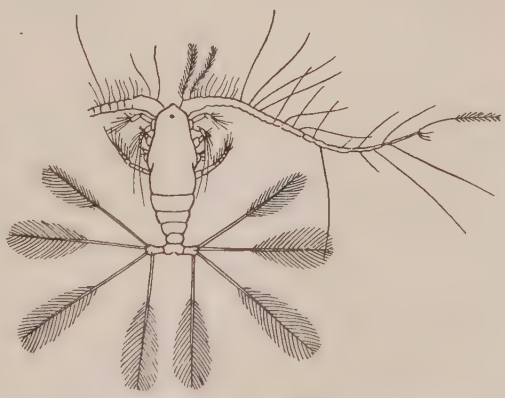


Abb. 140. Calocalanus pavo, Copepode mit besonders entwickelten Schwebefortsätzen. (Aus HESSE-DOFLEIN.)

Raum umgrenzt und durch ihre Schwingung eine eigentümliche, nach der Geißelbasis und nach außen gerichtete Wasserströmung erzeugt, welche den Körper vorwärts treibt. Infolge des Wasserwiderstandes vollführt der Körper eine der Geißelbewegung entgegengesetzte Rotation. Der Schwingungsraum, den die Geißel umkreist, hängt in charakteristischer Weise von der Geschwindigkeit ab, mit welcher die Geißel rotiert. Seine Beobachtungen sind hauptsächlich durch Modellversuche gestützt.

Eine echte Schraubenbewegung konnte Metzner bei gewissen Bakterien nachweisen, und zwar bei solchen, die nicht eine einzelne Geißel, sondern einen Geißelschopf besitzen, der aus zahlreichen, schraubig verseilten Geißeln sich zusammensetzt. Nimmt man an, daß die Einzelelemente dieses Gebildes sich in einem bestimmten Drehsinn nacheinander kontrahieren, so muß eine rotierende Geißelschraube entstehen, welche den Körper des Bakters nach sich zieht. Durch Umkehrung des Drehsinnes des Geißelschopfes vermag das Bakter sich auch in einer der gewöhnlichen entgegengesetzten Richtung durchs Wasser zu schrauben. Krijgsmann, der neueste Untersucher, kommt nach eingehenden Beobachtungen in Dunkelfeldbeleuchtung zu der Überzeugung, daß die Geißel bei Monas eine Ruderbewegung ausführt ähnlich wie eine Cilie. Er unterscheidet eine Reihe verschiedener Bewegungen: eine Vorwärtsbewegung, bei der im einfachsten Falle ein Schlag nach hinten und seitwärts ausgeführt wird, der dem Tiere eine fast geradlinige Vorbewegung unter gleichzeitiger schwacher Rotation erteilt, eine langsame Rückwärtsbewegung, bei der sich die Geißel „benimmt wie eine Leine, durch die man Wellen schickt, indem man das Ende abwechselnd kräftig nach oben und nach unten bewegt", ferner eine seitliche und eine Drehbewegung. In den meisten Fällen scheint sich bei allen diesen Abarten die Geißel in einer Ebene zu bewegen, nicht in einer Schraube.

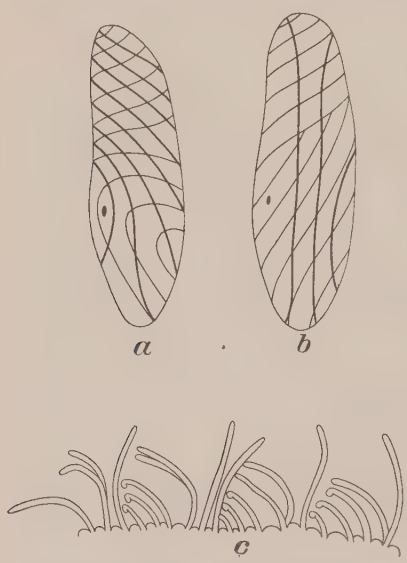


Abb. 141. Paramaecium. *a* und *b* nach Fixierung mit Formol-Osmiumsäure mit fixierten Bewegungswellen des Cilienkleides. *c* Teil eines Querschnitts, Bewegungszustände der Cilien nach obiger Fixierung. (Nach Gelei.)

Von den Ciliaten kann das von sehr vielen Autoren untersuchte *Paramaecium* als Beispiel für die typische Schwimmweise aller dieser Tiere betrachtet werden. Das Tier ist auf seiner ganzen Fläche bewimpert, seine Wimpern stehen in Längsfurchen angeordnet. Die Cilien bewegen sich nicht gleichzeitig, sondern metachron, man erhält also beim Anblick irgendeines Teiles der Oberfläche das Bild eines wogenden Ährenfeldes. Die Schwimmbewegung eines Paramaeciums ist von den älteren Autoren als eine ziemlich stereotype, nur wenig veränderliche Bewegung betrachtet worden. Zwei neuere Autoren, Alverdes und Gelei, haben indessen, von ganz verschiedenen Gesichtspunkten ausgehend und mit durchaus verschiedenen Mitteln arbeitend, diesen Glauben an den mechanischen, stets gleichmäßig sich vollziehenden Ablauf der Schwimmbewegungen der Infusorien erschüttert; wir wissen heute, daß gerade diese Tiere ihre Bewegungen in der allerverschiedensten Weise regulieren können. Alverdes stellte durch Beobachtung des lebenden Tieres eine Reihe recht verschiedener Bewegungsarten fest. Paramaecium kann sich z. B. bei der Vorwärtsbewegung im Sinne des

Uhrzeigers oder gegen denselben drehen, auch kann es ohne Drehung geradeaus schwimmen. GELEI gelang es, eine Fixierungsmethode ausfindig zu machen, bei welcher die Cilien nicht in Todesstarre verfallen, sondern die Stellung beibehalten, die sie während der Ortsbewegung im Moment des Todes gehabt haben (s. Abb. 141). Seine Bilder zeigen eigentümliche Liniensysteme, die nichts anderes sind als die Wellenberge. Der Cilienschlag, der von einem Wellenberg ins Wellental führt, ist natürlich quer zu diesen Linien gerichtet. Wenn die GELEIsche Hypothese richtig ist, daß wir in diesen Bildern ein genaues Abbild der Bewegung des Tieres in seinem letzten Lebensmoment sehen, so folgt hieraus, in bester Übereinstimmung mit ALVERDES, daß Paramaecium in der Lage ist, seine Cilien in der verschiedensten Weise zu koordinieren. Die Infusorien sind eine der artenreichsten Gruppen des ganzen Tierreichs, und so versteht es sich, daß es bei ihnen neben der soeben geschilderten normalen Bewegungsart der Holotrichen noch eine Reihe sehr abweichender gibt. Nur die eigentümlichsten seien hier hervorgehoben.

Die Heterotrichen (Stentor) benutzen neben ihrem sonstigen Cilienkleid auch ihre Membranellen zum Schwimmen. Es sind dies dreieckige Platten, die aus zahlreichen miteinander verklebten Cilien bestehen und in einer zum Munde führenden Spirale angeordnet sind. Indem jede Membranelle einen Schlag in der Richtung der Spirale vollführt, wird das Tier unter gleichzeitiger Drehung um seine Längsachse nach vorn geführt. Nur auf die Membranellen angewiesen sind die sog. Oligotrichen (s. Abb. 142b), äußerst ungestüme und schnelle Schwimmer, die niemals rasten. Zu ihnen gehören auch die Tintinnen, die als Hochseebewohner zum Schwimmen besonders befähigt sein müssen. Nach GELEI bewegen sich auch die Cilien einer Membranelle nicht synchron, sondern metachron.

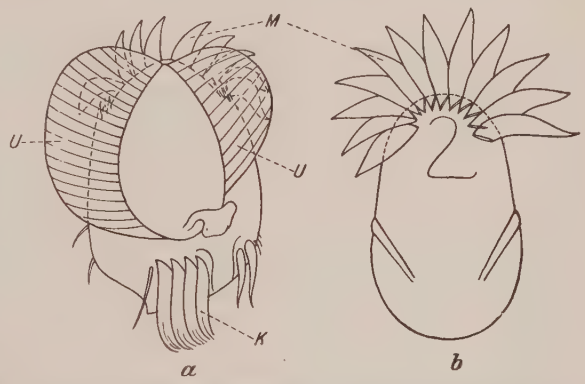


Abb. 142. *a* Uronychia heinrothi von der Bauchseite. *M*. Membranellen; *K* knieförmige Cirren; *U* undulierende Membranen, aufgeklappt gezeichnet. (Nach v. BUDDENBROCK, etwas verändert.) *b* Strombidium sulcatum, oligotriches Infusor.

Einen durchaus aberranten Typus stellt die zu den Hypotrichen gehörige Gattung *Uronchyia* dar (s. Abb. 142a). Die Uronychien verfügen über drei verschiedene Bewegungsorganellen: Beim ruhigen, gleitenden Schwimmen arbeiten sie mit den soeben besprochenen Membranellen; werden sie hierbei irgendwie gestört, so schnellen sie sich mit Hilfe der am Hinterende stehenden knieförmigen Cirren beiseite; endlich vermögen sie einen sehr fördernden flatternden „Flug" auszuführen, indem sie ihre beiden großen undulierenden Membranen, die an den Rändern des Peristoms inserieren, rhythmisch auf- und zuklappen.

Erwähnenswert ist endlich die sehr merkwürdige Fortbewegungsart der Mesodinien. Diese Tiere besitzen an der Grenze zwischen Vorder- und Mittelleib einen aus drei Cilienreihen bestehenden Cilienkranz, deren Cilien nach hinten schlagen und die normale Vorbewegung bedingen. Außerdem kann sich das Tier mit einer Geschwindigkeit, die durchaus ungewöhnlich ist, nach hinten schnellen, wenn es irgendwie gereizt wird. Es fliegt dann wie ein Ball durch das ganze mikroskopische Gesichtsfeld. Es geschieht dies durch die plötzliche Bewegung

besonderer, aus Cilien zusammengesetzter Gebilde, die um den Hinterleib des Tieres eine enganliegende Hülle bilden und im Moment des Zurückschnellens mit großer Kraft ausgestreckt werden.

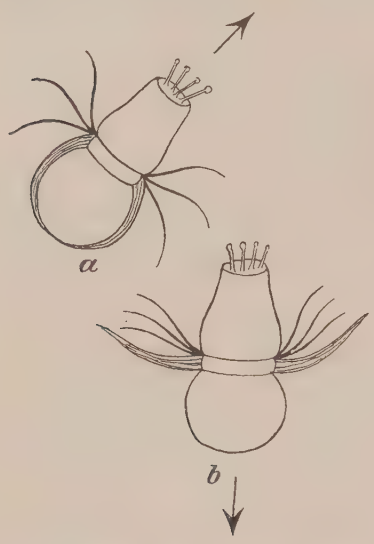


Abb. 143. Mesodinium pulex; *a* beim ruhigen Schwimmen, *b* beim sich Zurückschnellen. (Nach v. Buddenbrock.)

Es gibt unter den Protozoen auch einige wenige Arten, die sich nicht durch die Bewegung irgendwelcher Cilien oder Geißeln, sondern durch die Kontraktion des ganzen Plasmaleibes bewegen. *Leptodiscus medusoides* und *Craspedotella pileolus* gehören beide zu den sog. Cystoflagellaten. Sie haben in ihrem äußeren Bau eine täuschende Ähnlichkeit mit kleinen Medusen und bewegen sich wie diese (s. Abb. 144). Bei der einen Art ist sogar ein Velum vorhanden, wie es die Hydromedusen besitzen.

Die Cölenteraten. In den Medusen und Quallen hat dieser Tierstamm eine Form entwickelt, die in ganz besonders hohem Maße als Anpassung an das planktonische Leben erscheint. Eine Meduse besteht im wesentlichen aus Glocke und Magenstiel. Der letzte ist bei der Schwimmbewegung nicht beteiligt und bedarf daher keiner Besprechung. Die Glocke läßt eine äußere Exumbrella und eine Subumbrella unterscheiden, welche die Glockenhöhle begrenzt. An ihrer Wand oder in einem Hautsaum, welcher vom Rande der Subumbrella entspringt, dem sog. Velum, befindet sich die quergestreifte Schwimmuskulatur. Eine rhythmische Kontraktion dieser Muskeln bewirkt eine Verengerung des gesamten Glockenraumes. Das Wasser wird nach hinten herausgedrückt, und das Tier bewegt sich durch den Rückstoß, mit der

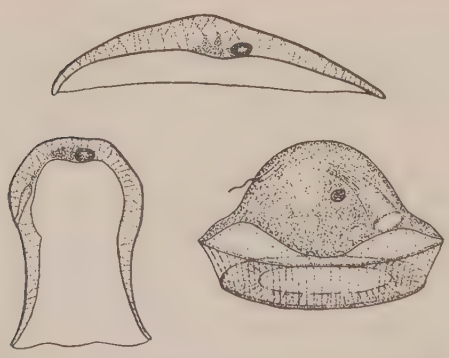


Abb. 144. Pelagische Cystoflagellaten. Oben und links Leptodiscus medusoides in verschiedenen Stadien des Schwimmens, *b* Craspedotella pileolus. (Aus Kuehn.)

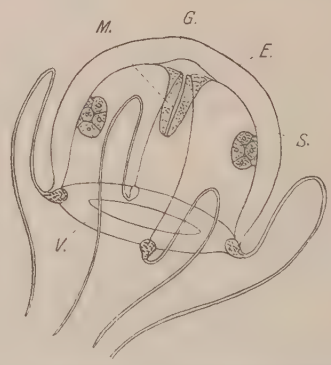


Abb. 145. Eucheilota duodecimalis, Hydromeduse. *E* Exumbrella; *S* Subumbrella; *G* Gallerte; *M* Magenstiel; *V* Volum. (Nach Mayer.)

Exumbrella voran, durchs Wasser. Die Geschwindigkeit und die Frequenz der Bewegung ist abhängig von der Größe des Tieres und bei den einzelnen Arten sehr verschieden. Auch die Schwimmlage wechselt. Die Qualle *Cotylorhiza* schwimmt stets so, daß die Hauptachse ihres Körpers senkrecht steht. Auftretende Schräglagen werden aktiv durch kompensatorische Bewegungen aus-

geglichen, wobei die sog. Randorgane als Gleichgewichtsorgane dienen (FRAENKEL). Bei anderen Quallen ist eine bevorzugte Schwimmlage weniger zu beobachten. *Cyanea* und *Aurelia* schwimmen beliebig schief liegend, *Rhizostoma* meist auf der Seite, indessen wird auch für diese Arten eine aktive Regulierung des Gleichgewichts angegeben. Als Stabilisator beim Schwimmen, der mit dafür sorgt, daß die Exumbrella einigermaßen nach oben schaut, dient sicherlich auch die apicale Gallerte, die ein geringeres spezifisches Gewicht als der übrige Körper besitzen dürfte. Bei vielen Arten unter den Medusen (*Leuckartiara*, *Halitolus* usw.) ist die zipfelförmig den Körper überragende Gallerte wahrscheinlich der einzige Faktor, der unter allen Umständen eine korrekte Schwimmlage gewährleistet. Ungleiche Kontraktionen der verschiedenen Sektoren der Subumbrella können nicht nur ein Wiederaufrichten des Tieres bewirken, sondern ermöglichen manchen Arten auch ein behendes Zuschwimmen zum Licht (*Sarsia*).

Einen vollkommen anders gearteten Schwimmodus besitzen die ebenfalls zu den Cölenteraten gerechneten Rippenquallen. Ihre Wimperplättchen bestehen aus zahlreichen, miteinander verklebten Cilien und lassen sich also mit den Cirren und Membranellen der Infusorien vergleichen. Eine nähere Darstellung der Schwimmbewegung und ihrer Regulation wurde bereits an einer anderen Stelle dieses Werkes gegeben (vgl. Bd. 9, S. 11 und Bd. 11, S. 793).

Die niederen Würmer bewegen sich im Wasser zum Teil durch Cilien, zum Teil mit Hilfe von Muskeln. Ein vollständiges Cilienkleid, welches den ganzen Körper bedeckt, besitzen viele kleine Turbellarien, z. B. die häufig pelagischen Acölen. Bei anderen Würmern sitzen die Schwimmcilien zu Büscheln vereinigt nur an bestimmten Stellen am Kopf (Rädertiere). Gewisse Rädertiere haben außerdem lange bewegliche Cuticularstacheln (*Polyarthra*) oder flossenartige Körperfortsätze (*Padalia*), deren Schlag die Tiere zu einem sprungartigen Vorwärtsschnellen befähigt.

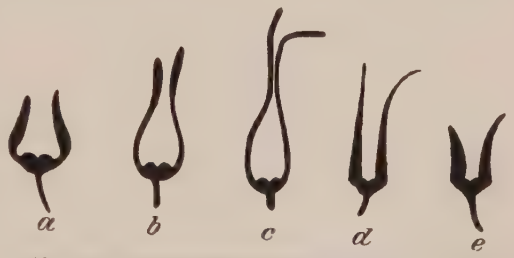


Abb. 146. Schwimmbewegung der Cercarie von Bucephalus polymorphus. (Kinematographische Aufnahme von WUNDER.)

Eine sehr eigentümliche und von allem sonst Bekannten abweichende Schwimmbewegung wird neuerdings von W. WUNDER für die Cercarien des Saugwurmes *Bucephalus polymorphus* angegeben. Das Tier besitzt zwei Schwänze, die beim Schwimmen nach oben gerichtet sind. Die Bewegung führt den Wurm, wenn auch nur sehr langsam, senkrecht nach oben. Sie geht in der folgenden Weise vor sich: Die zunächst stark verkürzten Schwänze (s. Abb. 146) strecken sich, mit der Basis beginnend, sehr in die Länge und biegen sich endlich nach der Seite. Während dieser Phase geschieht keine nennenswerte Ortsveränderung, höchstens sinkt das Tier ein wenig ab. In der zweiten Phase verkürzen sich die Schwänze, und zwar wiederum von der Basis aus und ziehen hierbei den Körper nachweislich in die Höhe. Die Bewegung beruht also, wie es scheint, nicht auf dem Rückstoß des Wassers. Da der Reibungswiderstand dünner langer Körper besonders groß ist, wird angenommen, daß der des ausgestreckten Schwanzes so groß ist, daß der Körper an ihnen gewissermaßen aufgehängt ist. Die marinen Polykladen sind die einzigen unter den niederen Würmern, die sich mit Hilfe peristaltischer Wellen im Wasser fortbewegen. Es schwimmen nicht alle Arten; am besten untersucht ist *Planocera californica*. Das Schwimmen ist nur mög-

lich vom Kriechen, nicht von der Ruhe aus. Das Tier erhebt zunächst den Kopf vom Boden und bewegt ihn abwechselnd nach oben und unten. Indem es allmählich auch den Körper vom Untergrunde loslöst, kommt es zur Ausbildung dorsoventraler Wellen. Gewöhnlich laufen etwa 2—3 Wellen gleichzeitig über den Körper hin.

Die **marinen Borstenwürmer** sind fast durchweg Bodentiere, zu echtem pelagischen Leben haben es nur wenige Arten gebracht: *Tomopteris*, *Alciope* usw. Sie zeigen gegenüber ihren am Boden lebenden Verwandten eine erhebliche Verringerung des spezifischen Gewichts. Bei den Alciopiden scheint dies sogar die einzige Anpassung zu sein, bei *Tomopteris* tritt eine Umwandlung der Parapodien in Flossen hinzu, die der Borsten entbehren und breite ruderartige Anhänge bekommen haben.

Eine Schwimmperiode tritt aber auch im Lebenszyklus sehr vieler sonst am Grunde lebender Polychäten auf. Wenn die Zeit der Geschlechtsreife kommt, gehen viele von ihnen ins freie Wasser. Häufig ist um diese Zeit auch eine charakteristische Veränderung des Körper-

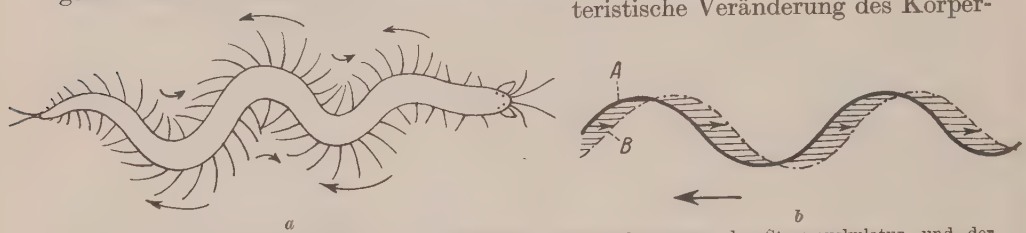


Abb. 147 a und b. Nereis diversicolor. *a* Kombinierte Schwimmbewegung der Stammuskulatur und der Parapodien; *b* Schema der Wirkungsweise der schlängelnden Schwimmbewegung.

baues zu erkennen: die epitoken, freischwimmenden Geschlechtstiere haben mitunter sehr viel stärker entwickelte, zum Schwimmen geeignete Parapodien als die Bodenformen der gleichen Art.

Die Bewegung selbst kann mit wenigen Worten geschildert werden, da sie mit der Bewegung am Boden vollkommen übereinstimmt (vgl. Abb. 147). Das Prinzip besteht in einer seitlichen Schlängelung des Körpers, verbunden mit entsprechenden Parapodialbewegungen. Die Mechanik des Schlängelns ist am leichtesten verständlich, wenn man sie losgelöst von der durch sie bedingten Fortbewegung des Tieres betrachtet. Wenn *A* und *B* zwei an Ort und Stelle ausgeführte Phasen der Wellenbewegung darstellen, so bedeuten die schraffiert gezeichneten Räume das Wasser, welches der Körper nach hinten wegdrängt, wenn er von der Phase *A* in die Phase *B* übergeht. Der Rückstoß bewegt den Wurm voran. Gegenüber dem Kriechen am Boden ist beim Schwimmen die Amplitude der seitlichen Wellen sowie die Frequenz erhöht.

Eine abweichende Schwimmethode zeigt, ebenfalls zur Zeit der Geschlechtsreife, die sonst im Sande grabende *Arenicola marina*. Es kommt um diese Zeit vor, daß dieses sonst unterirdisch lebende Tier im Planktonnetz gefangen wird. *Arenicola* schwimmt mit dem Schwanz voran, der bei der Bewegung im Boden passiv nachgezogen wird, und macht mit dem ganzen Körper wenige, aber sehr große dorsoventrale Wellen.

Bei den Arthropoden treten die bei den Ringelwürmern so häufig zu beobachtenden Schlängelbewegungen des Rumpfes völlig zurück. Sie bewegen sich meist ausschließlich mit den Extremitäten. Nur die wurmförmigen Larven machen eine Ausnahme.

Die Insekten vollführen im einfachsten Falle im Wasser genau die gleichen Bewegungen wie auf dem Lande: sie paddeln. Nicht nur sehr ungeschickte Schwimmer, wie der Wasserskorpion, zeigen diese Bewegungsart, sondern auch

manche Käfer wie die Hydrophiliden. Der Kolbenwasserkäfer *Hydrophilus* bildet nach BETHE sog. Ganggabeln. Er schwimmt mit dem zweiten und dritten Beinpaar und bewegt jedes Paar in sich so, als wären die beiden Femora, die stets eine gerade Linie bilden, miteinander verwachsen. Wenn also das rechte Hinterbein nach hinten bewegt wird, geht das linke nach vorn und umgekehrt.

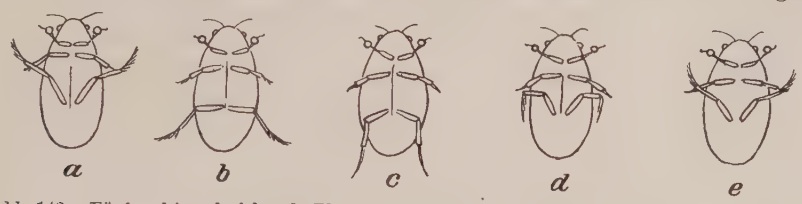


Abb. 148. Fünf aufeinanderfolgende Phasen der Schwimmbewegung des Wasserkäfers Dytiscus. Nach kinematographischen Aufnahmen von BALDUS.

Die beiden Beinpaare werden alternierend bewegt; das rechte Mittelbein ist also stets in der entgegengesetzten Phase wie das rechte Hinterbein. Es ist klar, daß diese Bewegungsart sehr genau mit der normalen Schreitbewegung der landlebenden Insekten übereinstimmt. Die besten Schwimmer unter den Insekten sind die Wasserkäfer aus den Familien der Dytisciden und Gyriniden. Bei den Dytisciden sind die sehr langen Hinterbeine zu Rudern umgebildet. Sie bewegen sich synchron. Beim aktiven horizontal nach hinten geführten Ruderschlag wird das Bein mit seiner Breitseite gegen das Wasser gestellt. Hierbei richten sich die am Beinrande sitzenden cuticularen Schwimmborsten passiv auf und vergrößern die Ruderfläche um etwa das Dreifache. Beim Wieder-nach-Vornbringen (Abb. 148) wird das Bein mit der Kante voran bewegt und außerdem in den verschiedenen Gelenken zur Verringerung des Wasserwiderstandes stark gebeugt. Die Mittelbeine werden höchstens als Vertikalsteuer benutzt, die Vorderbeine gar nicht. Der zur gleichen Familie gehörige Wasserkäfer *Acilius* bewegt außer der Hinterextremität auch die mittlere gleichzeitig und gleichsinnig als Ruder.

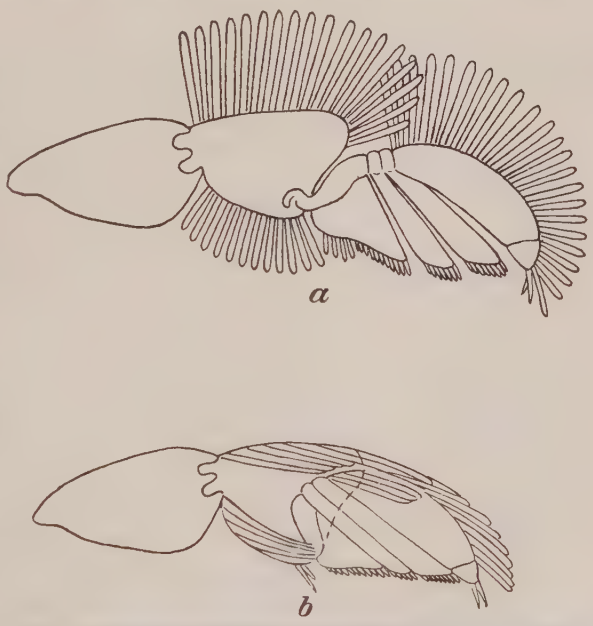


Abb. 149. Dritte Extremität des Taumelkäfers Gyrinus: a) während des aktiven Rückwärtsschlages, b) während der Vorwärtsführung. (Nach BROCHER aus v. LENGERKEN.)

Ganz besonders an das Schwimmen angepaßte Beine zeigen endlich die Gyriniden oder Taumelkäfer. Mittel- und Hinterbeine sind bei ihnen zu einer richtigen Flosse geworden, deren wirksame Ruderfläche durch die platten, stabartigen Chitinborsten ganz wesentlich vergrößert wird (s. Abb. 149). Die Schlagfolge ist eine außerordentlich schnelle. Die Tiere zeigen die Eigentümlichkeit, auf der Wasseroberfläche umherzuschwimmen; nur wenn sie gestört werden,

tauchen sie geschwind unter. Die schnell schwimmenden Wasserwanzen zeigen eine ähnliche Bewegungsweise wie die Dytisciden.

Als Abnormität unter den schwimmenden Insekten seien noch die unter Wasser lebenden Hymenopteren erwähnt, wie *Polynema nutans*, *Caraphractus cinctus* und *Limnodytes gerriphagus*. Sie fliegen gewissermaßen unter Wasser mit Hilfe ihrer mit langen Randborsten besetzten Flügel. Andere verwandte Arten laufen dagegen unter Wasser.

Abb. 150. Polynema nutans, Männchen. (Aus Lampert.)

Auf die mannigfachen Schwimmbewegungen der Insektenlarven sei hier nicht näher eingegangen, lediglich die Libellenlarven bedürfen noch einer kurzen Besprechung. Diese Tiere (*Aeschna*, *Libellula*) besitzen eine Darmatmung. In langsam rhythmischer Bewegung füllt und entleert sich der geräumige Enddarm. Durch sehr kräftige Kontraktion der Abdominalmuskeln kann aber das Wasser mit solcher Gewalt aus dem Enddarm herausgeschleudert werden, daß das Tier durch den Rückstoß nach vorn schwimmt. Wir haben es also hier mit einer Schwimmbewegung zu tun, die speziell für die Flucht oder den Angriff Verwendung findet.

Die schwimmenden Insekten befinden sich im allgemeinen im stabilen Gleichgewicht. Die Wasserkäfer bergen unter ihren Flügeldecken eine gewisse Luftmenge, von der sie während des Untertauchens atmen, sie nehmen daher von selbst eine Schwimmlage ein, bei welcher der Rücken nach oben schaut. Manche anderen Wasserinsekten, wie die zu den Wasserwanzen gehörigen Rückenschwimmer, verhalten sich gerade umgekehrt, sie halten am Bauch durch ihre Behaarung einen Luftüberzug zurück. Regulatorische Lagereflexe fehlen daher bei den Insekten oder sie sind sehr schwach entwickelt. Nimmt man einem Wasserkäfer die dorsale Luft, so verliert er jede Raumorientierung: er versucht am Grunde des Gefäßes Luft zu schöpfen und flieht bei Reizung nicht nach oben, sondern nach unten (Bethe).

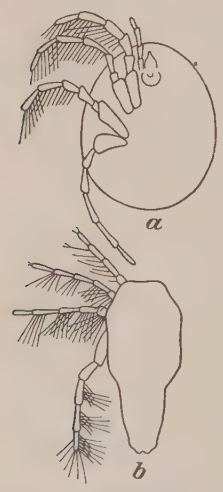


Abb. 151. Wassermilben: a) Eylais hamata; b) Arrhenurus caudatus. (Nach Viets, nach Koenike.)

Von den Spinnen sind nur einige wenige Arten ins Wasser gegangen (*Argyroneta aquatica*). Sie zeigen indessen keine besonderen Anpassungen in ihren Bewegungen, sie paddeln im gleichen Rhythmus, den sie auf dem Lande im Schreiten zeigen. Die Wassermilben sind vor ihren terrestrischen Verwandten durch den Besitz sehr langer Schwimmhaare an den Beinen ausgezeichnet. Die Gattung *Eylais* läßt das vierte Beinpaar, welches haarlos ist, passiv nachschleppen, *Arrhenurus* dagegen vollführt gerade mit ihm die ausgiebigsten Exkursionen (s. Abb. 151).

Die Krebse. Die allermeisten Krebse rudern während des Schwimmens mit irgendwelchen Extremitäten. Bei den Phyllopoden (Copepoden und den Mysiden) dienen die Rumpfgliedmaßen zum Rudern, bei den Clacoceren die zweiten Antennen, bei den Dekapoden die Abdominalfüße usw. Ein abweichendes Verhalten zeigen nur die merkwürdigen Caprelliden, von denen *Proto ventricosa* häufig im Plankton gefunden wird. Dieses Tier schwimmt durch starkes ventrales Einwärtskrümmen des ganzen Körpers, ohne daß die Beine eine wesentliche Rolle spielen (s. Abb. 152).

Bei den Copepoden kann man Schweber und Schwimmer unterscheiden. Die Schweber (*Diaptomus*) sind durch starke Vergrößerung ihrer ersten Antennen ausgezeichnet (vgl. Abb. 140), sie stehen seitlich weit vom Körper ab und bedingen durch ihren Reibungswiderstand ein sehr allmähliches Absinken. Ist das Tier mehrere Zentimeter tief gesunken, so macht es mit Abdomen und Schwimmfüßen einen Schlag und schnellt sich wieder nach oben (s. Abb. 153). Die Schwimmer (Cyclops) zeigen im Wasser keine charakteristische Körperstellung. Als Schwimmorgane dienen ihnen in erster Linie die ersten Antennen, die ruckweise Bewegungen ausführen, unterstützt durch die Thorakalbeine und das Abdomen. Das Absinken dieser Tiere erfolgt, wenn die Schwimmbewegungen sistiert werden, sehr schnell.

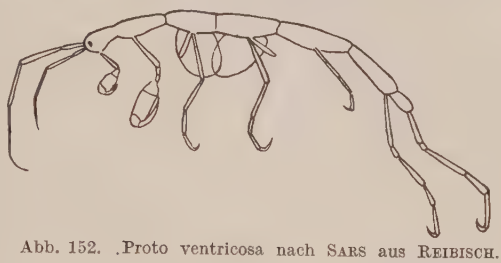


Abb. 152. Proto ventricosa nach SARS aus REIBISCH.

Bei den Wasserflöhen (*Cladoceren*) sind die zweiten Antennen die alleinigen Schwimmorgane. Diejenigen Arten, die große Antennen haben, zeigen einen langsamen Rhythmus; in den Pausen zwischen je zwei Schlägen sinkt das Tier ein Stückchen ab. Arten mit kleinem Ruder (*Chydorus sphaericus*) bewegen dasselbe mit großer Frequenz, bei *Polyphemus* befindet sich nur der distale, zweiästige Abschnitt in vibrierender Bewegung. Bei einigen näher daraufhin untersuchten Daphnien bewirkt der Schlag der Antennen nicht nur eine Vorbewegung, sondern zugleich ein bedeutendes Drehmoment. Bei *Bosmina* schlagen z. B. die Ruderantennen nach hinten und ventralwärts, so daß bei jedem Schlage der Kopf gehoben wird. Kompensiert wird diese Verschiebung der Körperachse in den Pausen zwischen zwei Schlägen, in denen der Kopf wieder absinkt; außerdem spielen die hier sehr langen ersten Antennen bei der Ausbalancierung eine wichtige Rolle durch den Reibungswiderstand, den sie dem Wasser bieten. WOLTERECK zeigte, daß sich das Tier nach Abschneiden der ersten Antennen beim Schwimmen über den Kopf nach hinten überschlägt. Daphnia verhält sich gerade umgekehrt; hier ist jeder Ruderschlag von einem Sinken des Kopfes und Heben des Hinterendes begleitet.

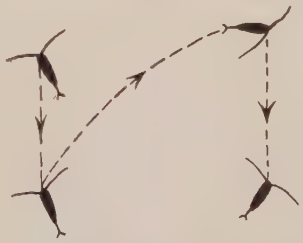


Abb. 153. Diaptomus, beim Absinken und Wiederemporschnellen. (Nach SPANDL.)

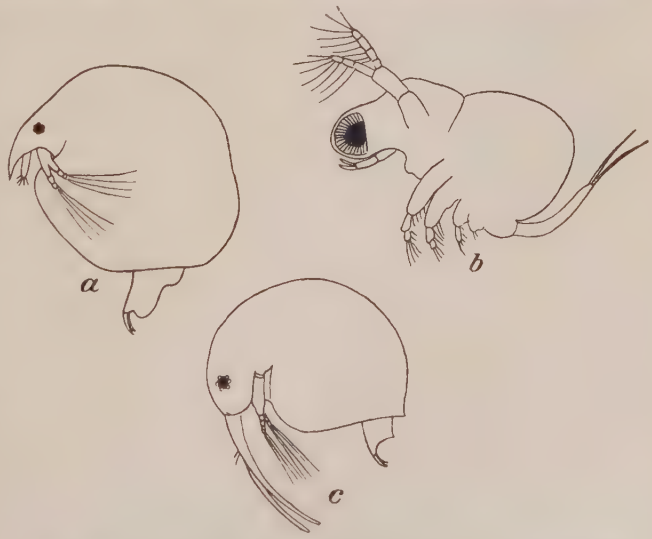


Abb. 154. Verschiedene Cladoceren. *a*) Chydorus sphaericus; *b*) Polyphemus pediculus; c) Bosmina coregoni. (Nach LILLJEBORG aus KEILHACK.)

Die Mollusken. Die drei Hauptgruppen dieses Stammes verhalten sich so verschieden, daß sie einer gesonderten Besprechung bedürfen. Die Muscheln sind ausschließlich Bodentiere. Keine einzige Muschel ist zu pelagischem Leben übergegangen, aber einige wenige haben die Fähigkeit erlangt, kurze Schwimmstöße auszuführen, mit deren Hilfe sie sich mehrere Meter von einem sie bedrohenden Feind entfernen können. Das bestbekannte Beispiel bieten die Vertreter der Gattung *Peoten.* Die Schwimmbewegung besteht in rhythmischem Auf- und Zuklappen der Schalen. Beim Öffnen der Schale wird der Schalenraum mit Wasser gefüllt, beim Schließen wird ein Teil dieses Wassers durch zwei Spalten entleert, die rechts und links vom Schloß gelegen sind; durch den Rückstoß wird das Tier nach vorn geschleudert. In der ganzen übrigen Peripherie der Schale wird durch die senkrecht von der Schale vorspringenden Mantelsäume, die sich beim Zuklappen dicht aufeinanderlegen, der Innenraum der Schale nahezu hermetisch von der Außenwelt abgeschlossen und ein Entweichen des Wassers verhindert. Die Horizontalsteuerung wird durch Verschluß der einen oder der anderen vorerwähnten Spalten erzielt (Vles), die Vertikalsteuerung in der Weise, daß der eine Mantelsaum ein wenig über den anderen ragt, so daß zwischen ihnen ein Wasserstrom entweichen kann, der zur Medianebene des Körpers senkrecht steht (Abb. 155). Dieser Wasserstrom bewirkt beim Schwimmen ein Drehmoment, dem die Schwerkraft entgegensteht, und erzeugt die merkwürdige Schräglage des Tieres beim Schwimmen, die ihm erst eine Ortsveränderung ermöglicht. Ohne diese Einrichtung würde das bisymmetrisch gebaute Tier überhaupt nur senkrecht nach oben schwimmen können und nach Beendigung der Schwimmbewegung wieder auf den Ausgangspunkt zurücksinken. Die schräge Richtung des Schwimmens wird durch die asymmetrisch entwickelten Statocyten reguliert (v. Buddenbrock).

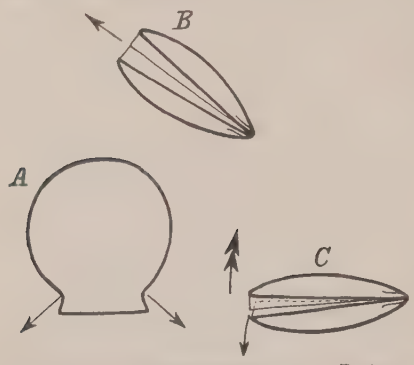


Abb. 155. Schwimmbewegung von Pecten. *A* Tier von der Fläche gesehen; die Pfeile bezeichnen Ort und Richtung des durch die Spalten neben dem Schloß entweichenden Wassers; *B* Muschel beim normalen Aufwärtsschwimmen, von der Seite gesehen; *c* Vertikalsteuerung; der untere Mantelsaum ist ein wenig eingezogen, das Wasser entweicht in Pfeilrichtung, das Tier dreht sich in Richtung des Doppelpfeils. (Nach v. Buddenbrock.)

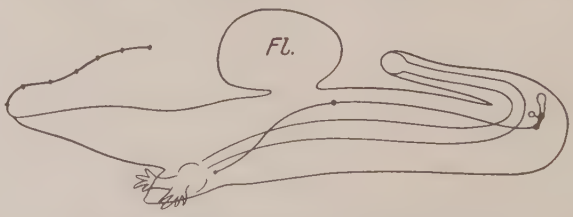


Abb. 156. Pterotrachea coronata. *Fl.* Flosse. (Nach Lang.)

Eine ähnliche, genauer aber noch nicht analysierte Schwimmbewegung mit Hilfe sehr breiter Mantelsäume kommt bei der Gattung *Lima* vor.

Im Gegensatz zu den Muscheln haben die ursprünglich ebenfalls benthonischen Schnecken zahlreiche pelagische Arten herausgebildet. Zwei größere systematische Gruppen: die Pteropoden und die Heteropoden sind gänzlich pelagisch geworden. Bei beiden ist eine Verkleinerung der Schale zu konstatieren, die bisweilen bis zum völligen Schwunde führen kann. Eine Erleichterung des spezifischen Ge-

wichts wird ferner erreicht durch einen sehr großen Wassergehalt der Gewebe. Die aktiven Schwimmbewegungen werden bei den Heteropoden hauptsächlich durch die ventrale, beim Schwimmen nach oben gekehrte Flosse ausgeführt. Sie macht eigentümliche, hin und her pendelnde Bewegungen und gibt dem Tiere abwechselnd auf der linken und auf der rechten Seite einen Antrieb, wirkt also so ähnlich wie das Ruder eines Paddelbootes. Unterstützt werden diese Bewegungen von seitlichen Schlängelbewegungen des ganzen Leibes. Bei allen Euthyneuren, also den pelagischen Pteropoden und den ihnen nahe verwandten benthonischen Opisthobranchiern, die sich gelegentlich schwimmenderweise ins

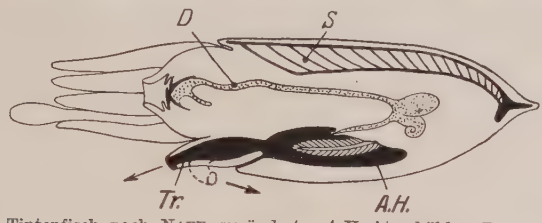


Abb. 157. Dekapoder Tintenfisch nach NAEF, verändert. *A.H.* Atemhöhle; *Tr.* Trichter; *D.* Darmkanal; *S.* Schale.

freie Wasser wagen, geschieht die Bewegung durch große paarige Flossen, die synchron schlagen und wie die Flügel eines Tagfalters in mäßig schnellem Rhythmus auf und nieder bewegt werden.

Die Tintenfische gehören, im Gegensatz zu Schnecken und Muscheln, sicherlich seit uralten Zeiten der pelagischen Tierwelt an. Ihre aktiven Schwimmbewegungen setzen sich aus zwei sehr verschiedenen Komponenten zusammen. Die guten Schwimmer, die sich als solche bereits durch die schlanke torpedoartige Form ihres ganzen Leibes zu erkennen geben, besitzen zwei seitliche Flossen. Die Beobachtung am lebenden *Loligo* im Aquarium lehrt, daß das Tier über die Flossen regelmäßige, von vorn nach hinten verlaufende Wellen streichen läßt mit senkrechter Amplitude. Hierdurch geht das stetige Schwimmen der Tiere vonstatten. Will der Tintenfisch aber eine schnelle, kurze Bewegung ausführen, so bedient er sich des zweiten Mittels, nämlich des Trichters. Dieses Organ, das morphologisch einen Teil des Fußes ausmacht, hat die Gestalt eines hohlen, oben abgestutzten Kegels und mündet an seiner Basis in die ventrale, die Kiemen beherbergende Mantelhöhle. Wenn das Tier eine Inspirationsbewegung macht, öffnet sich zum Eintritt des Atemwassers an der Basis des Trichters und zwischen ihm und dem vorderen Mantelrand ein breiter Spalt. Bei der Exspiration, die in einer aktiven Verengerung des Mantelraumes infolge Kontraktion der starken Mantelmuskeln besteht, wird dagegen dieser Spalt geschlossen, so daß das Wasser nur durch die ziemlich enge Öffnung des Trichters entweichen kann. Die Fortbewegung mit Hilfe des Trichters besteht nun in nichts anderem als in einer sehr energischen Exspirationsbewegung, wobei das Tier durch den Rückstoß des ausgespritzten Wasserstrahls eine Beschleunigung erfährt. Von besonderem Interesse ist es, daß der Tintenfisch die Richtung dieses Schwimmstoßes reflektorisch regulieren kann durch die Krümmung, die er dem Trichter gibt.

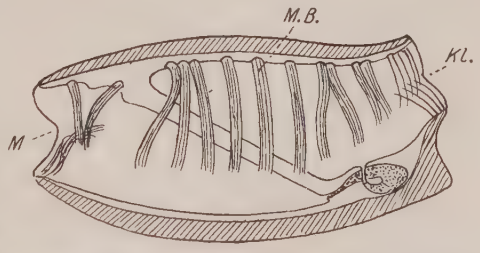


Abb. 158. Salpa runcinata. *M.* Mund; *M.B.* Muskelbänder; *Kl.* Kloakenöffnung. (Aus BÜTSCHLI.)

Biegt er die Öffnung nach hinten, so erfolgt eine schnelle Vorbewegung (Beutefang), hält er ihn nach vorn gestreckt, so tritt eine rückwärtsgerichtete Fluchtbewegung ein. Die auf dem Boden lebenden Octopoden können, da ihnen die Flossen fehlen, nur mit Hilfe des Trichters kurze Strecken durchschwimmen; nur wenige Vertreter dieser Gruppe, die pelagisch geworden sind, verfügen außerdem über eine mächtige, zwischen den Tentakeln ausgespannte Schwimmhaut, deren Bedeutung im einzelnen aber nicht bekannt ist.

Unter den Tunicaten, die als letzte Gruppe behandelt seien, schwimmen die Appendicularien und die Salpen. Die ersten sind durch einen mächtigen Ruderschwanz ausgezeichnet, über den während der Bewegung fortdauernd Wellen hinlaufen. Die Salpen hingegen bewegen sich durch rhythmische Kontraktionen ihrer halb ringförmigen Muskelbänder. Das Wasser wird hierbei durch den Mund aufgenommen und durch die gegenständige Kloakalöffnung ausgestoßen (s. Abb. 158).

3. Fliegen.

Der Flug der Wirbeltiere.

Von

M. H. Fischer

Prag-Tetschen.

Mit 15 Abbildungen.

Zusammenfassende Darstellungen.

Bois-Reymond, R. du: Die Bewegung der Tiere durch die Luft. Handb. d. vergl. Physiol. (Winterstein) **3**, 1. Häfte, 1. Teil, S. 201—248. Jena: Fischer 1914. — Borelli, J. A.: Die Bewegung der Tiere. Übers. von M. Mengeringhausen. Leipzig: Akad. Verlagsges. 1927. — Breguet, L.: Le vol à voile dynamique des oiseaux. Paris: Gauthier-Villars et Cie 1925. — Brehm: Tierleben. 4. Aufl. Leipzig u. Wien 1913. — Crosek, H.: Beiträge zur Theorie des Segelns auf Grund neuer, durch Versuche und Erfahrungen der Luftfahrt gewonnenen ärodynamischen Erkenntnisse über die Strömungsvorgänge an Flächen. Berlin: Julius Springer 1925. — Demoll, R.: Der Flug der Insekten und Vögel. Jena: G. Fischer 1918. — Dreisch, Th.: Der Segelflug der Vögel und die Theorien zu seiner Erklärung. Berichte u. Abhandl. d. wiss. Ges. f. Luftfahrt. Beihefte zur Z. Flugtechnik u. Motorluftschiffahrt. Heft 9, 2. Aufl. S. 183—220 (1922). — Fischer, M. H.: Die Funktion der Bogengänge und Otolithen bei Fischen, Amphibien, Reptilien und Vögeln. Dieses Handb. **11**, 1. Teil. S. 797—865. Berlin: Julius Springer 1926. — Körperstellung bei Fischen, Amphibien, Reptilien und Vögeln. Ebenda dies. Bd. S. 97. — Fuchs, R. u. L. Hopf: Aerodynamik. Handb. d. Flugzeugk. II. Berlin: R. C. Schmidt 1922. — Gaetke, H.: Die Vogelwarte Helgoland. Herausgeg. von B. Blasius. 2. Aufl. Braunschweig: Meyer 1900. — Hesse, R.: Der Tierkörper als selbständiger Organismus, spez. S. 224—254. Leipzig u. Berlin: Teubner 1910. — Lanchester, F. W.: Aerodynamik. Deutsch von C. u. A. Runge. **1** (1909), **2** (1911). Leipzig-Berlin: Teubner. — Lilienthal, O.: Der Vogelflug als Grundlage der Fliegekunst. 2. Aufl. München u. Berlin: R. Oldenburg 1910. — Lilienthal, C.: Die Biotechnik des Fliegens. Leipzig: R. Voigtländer 1925. — Lucanus, F. v.: Die Rätsel des Vogelzuges. Langensalza: Beyer & Mann 1923. — Marey, E. J.: La machine animale. Paris 1873 — Le vol des oiseaux. Paris 1890. — Milla, K.: Die Flugbewegung der Vögel. Leipzig u. Wien: Deuticke 1895. — Mouillard: L'empire de l'air. Essai d'ornithologie appliqué à l'aviation. Paris 1881. — Parseval, A. v.: Die Mechanik des Vogelfluges. Wiesbaden: Bergmann 1889. — Pettigrew, J. B.: Die Ortsbewegungen der Tiere nebst Bemerkungen über Luftschiffahrt. Leipzig: Intern. Wissensch. Bibl. 1875. — Plate, L.: Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre. I. u. II. Teil. Jena: Fischer 1924. — Popper-Lynkeus, J.: Der Maschinen- und Vogelflug. Berlin: M. Krayn 1911. — Prechtl, J. J.: Der Flug der Vögel. Wien: Gerold 1846. — Pütter, A.: Bewegung (Tierflug). Handwörterbuch der Naturwissenschaften. **1**, 1094 1103. Jena: Fischer 1912. — Reulaux, F.: Kinematik im Tierreiche. Lehrbuch der Kinematik. **2**. Braunschweig 1900. — Sée, A.: Les lois expérimentales de l'aviation. Paris 1911. — Strasser, J.: Über den Flug der Vögel. Jena 1885. — Wachs, H.: Die Wanderungen der Vögel. Erg. Biol. **1**, 479—637 (1926). — Winter, W.: Der Vogelflug. München: Ackermann 1895. — Zschokke, F.: Der Flug der Tiere. Berlin: Julius Springer 1919.

I. Vorbemerkungen.

Der Flug ist die vollkommenste und freieste Bewegungsform. 62% aller Lebewesen, 75% aller Landtiere (250 fliegende Insektenarten, 13 000 Vögel-

und 600 Fledermausarten) haben nach DÖDERLEINS[1] Schätzungen das Vermögen zu fliegen. Alle diese Geschöpfe sind schwerer als die Luft, als das Medium, in welchem sie sich bewegen. Es muß also beim Fliegen Arbeit geleistet werden, Hubarbeit gegen die Schwerkraft und Fortbewegungsarbeit gegen den Luftwiderstand. Zweierlei Energiequellen stehen dem fliegenden Wesen zur Verfügung, seine eigene Muskelkraft und die Naturgewalt des Windes. Beide versteht der Vogel in einziger Art rationell auszunützen.

Seit altersher bewunderte man die freien Beherrscher der Lüfte, ohne daß man sich klarere Vorstellungen über den Mechanismus des Fluges hätte machen können. Speziell den Segelflug schrieb man irgendwelchen geheimnisvollen Kräften zu, und noch in letzter Zeit erhoben sich Stimmen beispielsweise von einer Ausnützung der Sonnenenergie. Nur die griechische Sage läßt uns erkennen, daß die alten Griechen schon Vorahnungen von der gewaltigen Energie des Windes hatten, die der Vogel auszunützen versteht. Erst das 19. Jahrhundert brachte mit dem genialen MAREY, PRECHTL, MOUILLARD, den Brüdern LILIENTHAL u. a. erhebliche Fortschritte. Sehr bemerkenswert sind die ausgezeichneten Studien F. W. LANCHESTERS durch ihre klare Erkenntnis vieler aerodynamischer Grundlagen, deren Weiterbau und Verwertung das Ziel der modernen Aerotechnik ist.

Man ist sich heute wohl allgemein einig darüber, daß es sich auch beim Tierflug vornehmlich um ein aerodynamisches Problem handelt. Es ist darum auch für den Biologen, der sich mit dem Tierflug beschäftigt, notwendig, sich mit der Aerodynamik vertraut zu machen. Die strengen Richtlinien zukünftiger Studien über den Tierflug können nur in einer engen Zusammenarbeit von Aerodynamiker und Biologen unter Verwendung der modernen Hilfsmittel der Technik, speziell der Kinematographie usw., gesehen werden. Nun handelt es sich allerdings auch auf dem Gebiete des künstlichen Fliegens trotz der enormen Fortschritte der letzten zwei Jahrzehnte noch um einen ständig fortschreitenden Wissenszweig. Es fehlt in der Erkenntnis der aerodynamischen Strömungsvorgänge an Flugzeugprofilen, der meteorologischen Windverhältnisse usw. noch an manchem, wie selbst namhafte Forscher sich nicht verhehlen. Natürlicherweise ist deshalb der Tierflug derzeit noch weniger erfaßbar. Dabei kommt ja außerdem nicht nur in Betracht, daß das längs der Flügel ohnehin veränderliche Vogelprofil kein starres unabänderliches ist, sondern daß noch die biologischen Eigenschaften, und dies ganz besonders beim Ruderfluge, in Rücksicht zu ziehen sind. Wir wollen zunächst die wichtigsten aerodynamischen Grundprinzipien geben.

II. Allgemeine aerodynamische Grundlagen[2].

Wir folgen in erster Linie den Ausführungen von F. W. LANCHESTER und FUCHS und HOPF[3]. Für die beim Tierflug in Betracht kommenden Geschwindigkeiten kann die *Luft* als eine *unzusammendrückbare* (*inkompressible*) *Flüssigkeit* betrachtet werden. Die Zusammendrückbarkeit (Kompressibilität) der Luft ist nur dann von Einfluß auf die Kräfte und den Strömungsverlauf, wenn die Geschwindigkeit des fortbewegten Körpers der Schallgeschwindigkeit (ca. 330 m pro Sekunde) nahe kommt oder sie übertrifft. Wird ein sog. Tragflügel (Flugkörper) mit einer Geschwindigkeit v durch die Luft bewegt, so wird er von einem

[1] DÖDERLEIN, L.: Zool. Jb. Abt. Systematik, **14**, 49 (1900).

[2] Herrn Prof. Dr. TH. PÖSCHL, gewesenem Vorstande der Lehrkanzel für Mechanik an der deutschen technischen Hochschule in *Prag* (derzeit in Stuttgart) bin ich für seine freundlichen Beratungen zu besonderem Danke verpflichtet.

[3] S. auch R. v. MISES: Fluglehre. Berlin: Julius Springer 1918.

Luftstrome getroffen, der an allen Punkten seiner Fläche Kräfte (*Luftkräfte*) hervorruft, die man sich in einer Resultierenden (*Luftkraftresultierenden*) vereinigt denken kann. Der Angriffspunkt der Resultierenden, genauer ihr Schnittpunkt mit der Flügelsehne heißt der *Druckpunkt*.

Die experimentelle Bestimmung der *Luftkräfte* wird heute in Modellversuchsanstalten durchgeführt. Solche Messungen können in zweierlei Arten vorgenommen werden; entweder wird der Luftwiderstand in sog. Schleppversuchen an bewegten Körpern (Lokomotiven, Automobilen, Rundläufen usw.) gemessen, oder es werden die zu untersuchenden Körper an Drähten aufgehängt und durch mit Ventilatoren erzeugte Luftströme angeblasen (Luftstromanordnungen). Letzteren kommt die größere Bedeutung zu. Mit solchen Messungen hat sich insbesondere erfolgreich die aerodynamische Versuchsanstalt in Göttingen beschäftigt[1].

Bei einer reinen Längsbewegung, die parallel zur Symmetrieebene des gleichmäßig gebauten Flügels (Flugkörpers) erfolgt, liegt der Druckpunkt in der Symmetrieebene. Unter dem *Flügelprofil* versteht man einen Querschnitt parallel zur Symmetrieebene. Für die Vogelflügel sowie auch für die in den technischen Flugzeugen verwendeten Tragflügel ist das Profil meist längs des Flügels veränderlich. Das von der Vorder- und Hinterkante begrenzte Stück der Tangente an die Profilunterseite heißt *Profilsehne* (Abb. 159).

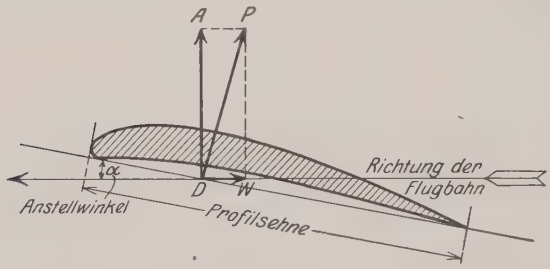


Abb. 159. Flügelprofil mit schematischer Darstellung der Luftkräfte eines mit einer bestimmten Geschwindigkeit unter dem Anstellwinkel α in wagrechter Richtung angetriebenen Flügels. DP = Luftkraftresultierende; DA = Auftrieb; DW = Widerstand. (Nach Fuchs und Hopf.)

Bei einem in einer Luftstromanordnung angeblasenen Flügel wird der Winkel zwischen Flügelsehne und der Richtung des Luftstromes, ebenso beim bewegten Flügel der Winkel zwischen der Flügelsehne und der Bewegungsrichtung *Anstellwinkel* (α) genannt. Die Luftkraftresultierende (DP) zerlegt man in zwei Komponenten, eine zur Richtung der Strömung der Bewegung senkrechte, den *Auftrieb* (DA), und eine in der Richtung des Luftstromes oder der Bewegung gelegene, den *Widerstand* (DW) (s. Abb. 159). Beide hängen von der Größe des Tragflügels F, der Dichte der Luft ϱ und der Flugzeuggeschwindigkeit v ab. Auftrieb und Widerstand können in der Form angesetzt werden:

$$A = c_a \varrho F v^2,$$
$$W = c_w \varrho F v^2,$$

wobei der sog. Auftriebsbeiwert c_a und der Widerstandsbeiwert c_w in charakteristischer Weise von der Größe des Anstellwinkels abhängen (Abb. 160 u. 161). Auch die Lage des Druckpunktes ist in bestimmter Weise abhängig vom Anstellwinkel; man spricht von einer *Druckpunktswanderung* bei Veränderung des Anstellwinkels. Bei einer geneigten *quadratischen* Platte wandert der Druckpunkt um so weiter zur Vorderkante, je *kleiner* der Anstellwinkel wird. Bei *gewölbten* Flügelprofilen ist das *Umgekehrte* der Fall: bei *größer*werdendem Anstellwinkel wandert der Druckpunkt nach *vorn*, und zwar verstärkt sich diese Druckpunktswanderung mit Vergrößerung der Wölbung und Herabsetzung der Profil-

[1] Siehe u. a. L. Prandtl: Naturwiss. **10**, 145 (1922) — Erg. der aerodynamischen Versuchsanstalt zu Göttingen. München u. Berlin: R. Oldenburg 1921 — Abriß der Lehre von der Flüssigkeits- und Gasbewegung. Handwörterbuch der Naturwissenschaften **4**. Jena: G. Fischer 1913 — Crosek, H.: Beiträge zur Theorie des Segelns usw. Berlin: Julius Springer 1925 — Eine große Zahl anderer einschlägiger Arbeiten findet sich in den technischen Zeitschriften und den verschiedenen Abhandlungen über Aerodynamik. Vgl. dazu auch T. Dreisch 1922.

dicke. Wird die Luft als eine ideale, d. h. als eine unzusammendrückbare, reibungslose Flüssigkeit betrachtet, so läßt sich unter der Voraussetzung unendlicher Flügellänge der Auftrieb mit großer Genauigkeit errechnen. Dabei ergibt sich unter anderem, daß bei Verdickung der Profilvorderkante der Auftrieb herauf-

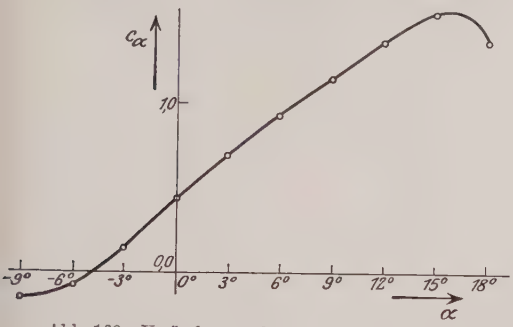


Abb. 160. Veränderung des sog. Auftriebsbeiwerts c_α mit der Größe des Anstellwinkels α. Auf der Abszisse sind die positiven resp. negativen Größen des Anstellwinkels α, auf den Ordinaten die Auftriebsbeiwerte c_α aufgetragen. (Nach FUCHS und HOPF.)

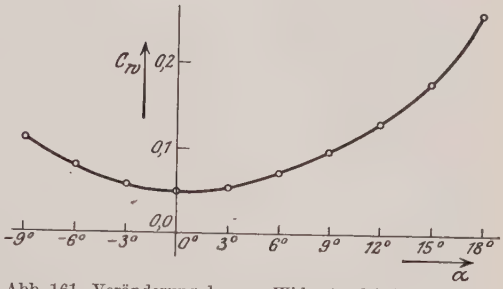


Abb. 161. Veränderung des sog. Widerstandsbeiwertes c_w mit der Größe des Anstellwinkels α. Auf der Abszisse sind die positiven resp. negativen Größen des Anstellwinkels α, auf den Ordinaten die Widerstandsbeiwerte c_w aufgetragen. (Nach FUCHS und HOPF.)

gesetzt wird. Der Auftrieb kommt dadurch zustande, daß der *Flüssigkeitsdruck* oberhalb des Flügels kleiner ist als unterhalb. Bei Flügeln endlicher Breite ist nun ein Ausgleich dieses Druckunterschiedes um die Ränder der Flügel herum möglich; diese *Ausgleichsströmung* erfolgt von der Mitte des Flügels aus unterhalb von innen nach außen, oberhalb von außen nach innen (Abb. 162). Die Geschwindigkeitsdifferenz besteht aber auch noch, wenn die Flüssigkeitsteilchen bereits die Flügelfläche verlassen haben; es entsteht demnach hinter dem Flügel bzw. Flugkörper eine sog. *Diskontinuitätsfläche*, eine Schicht, längs deren zwei Flüssigkeiten aneinander vorbeifließen. Eine solche Unstetigkeitsfläche kann durch eine *Wirbelschicht* ersetzt gedacht werden. Diese erzeugten Wirbel enthalten kinetische Energie, d. h. jeder Flügel von endlicher Länge setzt — auch bei im übrigen reibungslos verlaufender Strömung — der Vorwärtsbewegung einen Widerstand entgegen (*Randwiderstand, induzierter Widerstand*). Es lassen sich Flügelprofile berechnen, bei denen dieser Teil des Widerstandes einen kleinsten Wert annimmt. Die Theorie des *Flüssigkeitswiderstandes* ist heute durchaus noch nicht abgeschlossen. NEWTON ging von folgenden Überlegungen aus; wird eine Platte F mit der Geschwindigkeit v lotrecht zu ihrer Oberfläche bewegt, dann ist die Geschwindigkeit der auf den Körper aufprallenden Luftteilchen $2\,v$ zu setzen, wenn es sich dabei um einen elastischen und v, wenn es sich um einen unelastischen Stoß handelt. Bei der Dichtigkeit ϱ der Luft ist dann der ihr erteilte Impuls in der Zeiteinheit, also die auf die Platte ausgeübte Kraft: $2\,\varrho F v^2$. bzw. $\varrho F v^2$; wird die Platte unter einem Winkel α gegen die Luftteilchen bewegt, so lauten die Werte $2\,\varrho F v^2 \sin\alpha^2$ bzw. $\varrho F v^2 \sin\alpha^2$. Selbst der zweite dieser Werte ist höher als die experimentell gefundenen. Auch spielen bei diesen NEWTONschen Betrachtungen nur die Vorderflächen des Körpers eine Rolle, während wir heute wissen (s. oben), daß vor allem die *Vorgänge hinter dem Flugkörper für den Widerstand maßgebend sind.*

Abb. 162. Ausgleichsströmung bei Flügeln endlicher Breite. Infolge des kleineren Flüssigkeitsdruckes oberhalb des Flügels kommt es zu einer Ausgleichsströmung der Luft unter dem Flügel von innen nach außen, über dem Flügel von außen nach innen. (Nach FUCHS und HOPF.)

Bewegte Körper mit scharfen Kanten, sog. unvollkommene Stromlinienkörper (LANCHESTER) bilden hinter sich *Unstetigkeitsflächen*, einen sog. *Tot-*

wasserbereich, wo Wirbelbildungen auftreten (Helmholtz). Diese Wirbelbildungen sind vielfach experimentell studiert und photographiert worden (s. speziell Prandtl, v. Kármán u. a. bei Lanchester, Fuchs und Hopf und in den einzelnen Abhandlungen).

Neben dem induzierten Widerstand spielt noch der *Reibungs-* oder *Profilwiderstand* eine große Rolle. Dieser rührt daher, daß in der „Grenzschicht" — der dünnen Flüssigkeitsschicht, die den Körper umgibt bzw. an ihm haftet — die Geschwindigkeit sich vom Werte Null mit großem Gefälle bis zur Geschwindigkeit der freien Strömung steigert. Die in der Grenzschicht auftretende Reibung muß berücksichtigt werden, wenn auch die Wirkung der Reibung in der freien Flüssigkeit als geringfügig vernachlässigt werden kann. Eben die *Vorgänge in der Grenzschicht* und die von ihr sich ablösenden *Wirbel* sind gerade die *Ursache für die Entstehung des Geschwindigkeitsunterschiedes* der Flüssigkeit ober und unter dem Flügel und damit auch des *Auftriebes*.

Die neuen Forschungen bestätigen die bereits zum Teil von H. F. Philipps (Lanchester I) und O. Lilienthal erkannte Tatsache der *Überlegenheit der gekrümmten Profile* hinsichtlich des Auftriebes über die ebenen und weisen andererseits auch auf eine *günstige Wirkung stark vornübergeneigter, abgerundeter Vorderkanten* hin (Fuchs und Hopf). Auf die Theorie der sog. „Widderhornwirbel" an gekrümmten Profilen nach G. Lilienthal wird noch später einzugehen sein.

Genauere Messungen zeigen, daß das auf Grund theoretischer Betrachtungen gefundene Gesetz, daß die Luftkraft dem Geschwindigkeitsquadrat proportional ist: $k = \zeta F \varrho v^2$ (F = Fläche, ϱ = Luftdichte, v = Geschwindigkeit) nur sehr unvollkommen richtig ist. Wie Betrachtungen über ähnliche Flüssigkeitsbewegungen zeigen, erhält man dadurch eine Verbesserung, daß ζ nicht als eine Konstante, sondern als Funktion der Reynoldschen Zahl $R = \frac{\varrho v l}{\mu}$ ansieht, worin l eine charakteristische Länge des Körpers und μ die Zähigkeit der Luft bedeutet. Dabei ergibt sich der folgende wichtige Satz: Beim schlanken Profil wird mit wachsendem R (im wesentlichen = Luftgeschwindigkeit × Körperlänge) der Profilwiderstand kleiner und gleichzeitig bei großen Anstellwinkeln der Auftrieb größer. Beim dicken Profil erkennt man innerhalb eines gewissen Anstellwinkelbereiches eine Abnahme des Widerstandes, von etwa 10° an aber Zunahme des Widerstandes und Abnahme des Auftriebes (Fuchs und Hopf).

Von außerordentlicher Wichtigkeit ist das Problem der *Stabilität* des Flugmechanismus. Stabilität und Instabilität sind Eigenschaften eines Gleichgewichtszustandes. Ein Flugzeug ist stabil, wenn z. B. bei einer Vergrößerung des Anstellwinkels ein sog. kopflastig wirkendes Moment entsteht, welches das Flugzeug in seine ursprüngliche Lage zurückzudrücken sucht. Ein Flügel ist für sich allein — bei einem bestimmten Anstellwinkel stabil oder instabil, je nachdem die Luftkraftresultierende mit wachsendem Anstellwinkel nach hinten oder nach vorn rückt. Bei gewölbten Flächen rückt bekanntlich der Druckpunkt mit wachsendem Anstellwinkel nach vorn, bei ebenen Flächen nach rückwärts. Bei geeigneter Lage des Schwerpunktes wird daher eine ebene Fläche stabil und eine gewölbte instabil sein. Ähnliches gilt für das ganze fliegende System. Man unterscheidet eine *Längsstabilität* um eine wagrechte, auf der Körperachse normal stehende Achse, eine seitliche oder *Querstabilität* um die Längsachse des Flügelkörpers und eine *Richtungsstabilität* um eine zur Flügelebene im geradlinigen Fluge senkrechte Achse. Da bei zunehmender Fluggeschwindigkeit der Anstellwinkel verkleinert wird, rückt bei gewölbten Flächen der Druckpunkt nach hinten, die Stabilität wird größer. Umgekehrt ist einzusehen, daß ein bestimmtes Minimum an Geschwindigkeit für ein fliegendes System not-

wendig ist, um den Flugzustand und dessen Stabilität aufrecht zu erhalten. Weitere Details über die Änderungen des Anstellwinkels und deren Konsequenzen sowie über die Selbstregulierung fliegender Systeme bei Schwankungen der Windstärke, wozu u. a. die Phygoidentheorie LANCHESTERS u. dgl. gehört, müssen in den Lehrbüchern der Aerodynamik nachgelesen werden.

Von größter Bedeutung für das Flugproblem ist weiterhin die sog. *Flächenbelastung*, das ist die auf die Einheit der Flugfläche entfallende Last; sie wird ausgedrückt durch den Quotienten $\frac{\text{Gewicht}}{\text{Flugfläche}}$. Bei den modernen Flugzeugen schwankt die Flächenbelastung zwischen 30 und 50 kg pro m².

III. Vogelflug.

1. Allgemeine anatomische Vorbemerkungen.

Der gesamte Bau des Vogelkörpers deutet auf eine weitgehende Anpassung an den Flug. Die Vogelform ist in den meisten Fällen in der Flugstellung (d. h. bei eingezogenem Kopf und an den Körper gelegten Füßen) ein fast vollendeter *Stromlinienkörper* mit geringstem Stirnwiderstand.

Die Halswirbelsäule ist lang und beweglich, die Rücken- und Beckenregion starr. Der kurze bewegliche Schwanzteil endet mit dem Pygostyl. Der besonders starke Schultergürtel besteht aus dem Brustbeine, den Coracoidbeinen, den schmalen Schulterblättern und den Schlüsselbeinen, die beide zum Gabelbeine verwachsen sind. Das mächtige Brustbein reicht bis weit über den Bauch und trägt eine starke Carina zum Ansatze der kräftigen Flugmuskeln. 7—9 mit dem Brustbeine verbundene, gelenkige Rippen bilden den Brustkorb. Die Beckenknochen sind fest verwachsen, jedoch fehlt eine Symphyse. Die vordere Extremität ist zum Flügel umgewandelt; sie besteht aus einem relativ kurzen Humerus, an den sich der Vorderarm, aus Radius und Ulna gebildet, anschließt. Die rudimentäre Hand weist nur zwei Handwurzelknochen, 3 verwachsene Mittelhandknochen und 3 Finger auf: den Daumen, den mittleren großen und den kleinen Finger.

Nicht nur die Röhrenknochen, sondern auch andere, z. B. die Wirbel, sind hohl und enthalten Lufträume, die mit der Lunge kommunizieren[1]. Die an der Brustwand angeheftete Lunge steht mit zahlreichen großen *Luftsäcken* am Halse, in den seitlichen Partien der Brust und in der Bauchhöhle in Verbindung. Dadurch ist der den Vögeln eigentümliche Atmungsmechanismus bedingt, der den nötigen lebhaften Gasaustausch garantiert. Der durch die Erwärmung der Luft in den Luftsäcken erzeugte geringfügige Auftrieb ist für den Flug völlig bedeutungslos[2]. Die Vogeltemperatur ist relativ hoch. Die *Flugmuskulatur*, speziell der Pectoralis major, ist sehr stark entwickelt; bei den einen Vogelarten überwiegen die roten, zu Dauerleistungen geeigneten Muskeln, bei anderen die hochdifferenzierten, leichter ermüdbaren weißen, die aber um so flinker arbeiten. Besonders infolge des Übergewichtes der Flugmuskeln liegt der Schwerpunkt des Vogelkörpers weit vorn, was für die Stabilität beim Fluge von Wichtigkeit ist.

Der Vogel trägt ein *Federkleid*. Man unterscheidet verschiedene Arten von Federn, (nach PLATE) *Hart-*, *Kontur-* oder *gewöhnliche Federn* (Pennae) mit hartem Schaft und geschlossener Fahne, *zerschlitzte Hartfedern*, die keine geschlossene Fahne haben, *Hartfedern mit partieller Fahne*, *Borsten-* oder *Fahnenfedern*, *Weich-* oder *Flaumfedern* (Plumulae) und *Puderdaunen*. Hier interessieren speziell die für den Flug in Betracht kommenden Hartfedern (Abb. 163). Das Achsenstück einer Feder heißt Kiel, der Teil des Kieles, welcher in der Haut steckt, Spule, der freie Teil Schaft. Am Schaft sitzt die Fahne mit ihren beiden Bärten, die häufig ungleich ausgebildet sind (speziell bei Schwung- und Steuerfedern). Die Bärte werden von den Rami, den Seitenästen erster Ordnung gebildet, die miteinander eine zusammenhän-

[1] Die Knochen der Schwalben und Mauersegler sind nicht lufthältig.

[2] Gute Flieger sind nicht immer durch besonders entwickelte Luftsäcke noch durch besondere Pneumatizität der Knochen ausgezeichnet. Tauben können mit eröffneten Luftsäcken noch fliegen (P. BERT 1870).

gende elastische Fläche bilden, weil von ihnen kleine Seitenäste zweiter Ordnung, die sog. Radii oder Cirri, abgehen, die durch Häkchen in charakteristischer Weise ineinander greifen. Die der Federspitze zugekehrten „Hakencirri" stehen weiter auseinander als die entgegengesetzt gerichteten „Bogencirri" (Abb. 164). Die Oberseite des Kiels liegt mit der Fahnenoberseite in einer Ebene; die ganze Oberseite der Feder ist völlig glatt. An der Unterseite der Feder hingegen ragt der Schaft stark hervor, sie ist dazu meist überhaupt etwas rauh. Diese Einrichtung dient nach G. Lilienthal speziell dem Zwecke, den Abfluß der Luft auf der Oberfläche möglichst zu erleichtern, an der Unterseite dagegen zu hemmen.

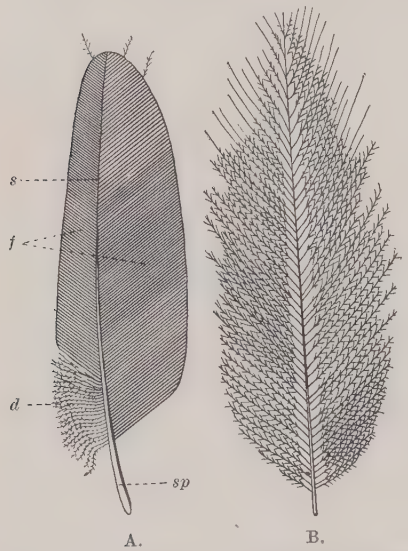


Abb. 163. Federformen. A. gewöhnliche Konturfeder (Schwungfeder) mit Dunenresten. s = Schaft; f = geschlossene Fahne, deren äußerer Abschnitt kleiner ist als der innere; d = weiche Rami; sp = Spule. B. zerschlitzte Konturfeder mit nicht geschlossener Fahne. (Nach Plate.)

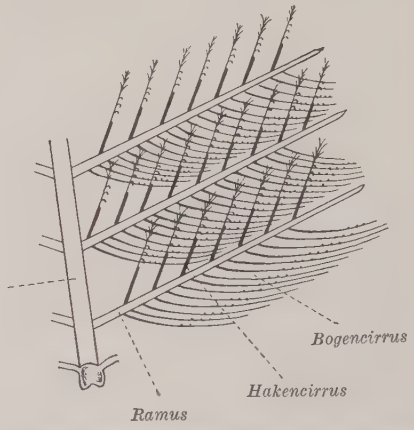


Abb. 164. Schema des Baues der Fahne einer Schwungfeder. (Nach Mascha-Plate.)

Die Federn bilden einen Hauptbestandteil des *Flügels*. Zwischen Ober- und Vorderarmknochen liegt ein nach vorn offener Winkel von ca. 130°, der von einer Hautfalte (Flügeldreieck, Windfang) überspannt ist. Ebenso existiert eine Hautfalte zwischen Oberarm und Leib. An der Hand setzen sich in der Regel 10—12 große Schwungfedern I. Ordnung, die *Handschwingen*, an; eine wechselnde Zahl von meist kleineren Schwungfedern II. Ordnung bilden am Vorderarm die *Armschwingen* (Fächer). Am Daumen sitzt der *Afterflügel* (Daumenfittig, Alula). Die Schwungfedern sind am Grunde mit Deckfedern überdeckt, die sich dachziegelartig übereinanderlegen. Der Oberarm trägt den Schulterfittig, auch Deckfittig genannt, weil bei eingezogenem Flügel Fächer und Schwinge von ihm größtenteils überdeckt werden. Große Konturfedern (gewöhnlich 12) bilden den *Schwanz;* sie werden *Steuerfedern* genannt, weil sie als Steuer dienen. Auch sie sind am Grunde von Deckfedern überdeckt, wodurch wie an den Flügeln die Zwischenräume zwischen den Schäften der Konturfedern abgeblendet werden. Die Schwanzfedern können gespreizt, zur Seite gedreht, gehoben und gesenkt werden.

2. Spezieller Bau des Vogelflügels.

Schon wenn man allein die Umrißform des ausgebreiteten Flügels in Betracht zieht, ergeben sich bei verschiedenen Vogelarten sehr erhebliche Variationen. Naturgemäß hat man schon seit langem versucht, Flügelumrißform und Flugfähigkeit in gewisse Beziehungen zueinander zu bringen. So unterschied schon Prechtl zwei Flügeltypen: den Ruderflügel und den Schnell- oder Stoßflügel. Zu den Ruderflügeln rechnet er relativ breite Flügel mit großer Fläche

und getrennten Schwungfedern, wie sie bei Krähen, Weihen, Adlern, Geiern usw. vorkommen. Nach PRECHTL ist der Ruderflügel das kraftsparendste aller Flugwerkzeuge und am besten zum Schweben geeignet. Der Stoßflügel dagegen (bei Falken, Seeschwalben und vielen anderen Vögeln) sei kräftiger gebaut, schmäler und länger und besitze steife, sich überdeckende Schwungfedern.

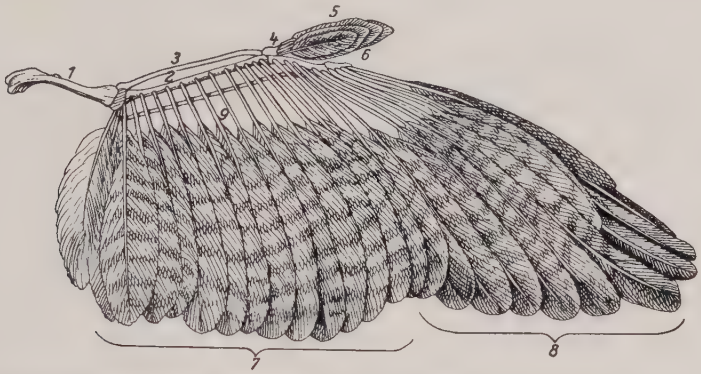


Abb. 165. Skelett des Bussardflügels mit ansetzenden Schwungfedern; die Weichteile und Deckfedern sind weggenommen. 1 Oberarm, 2 Elle, 3 Speiche, 4 Daumen, 5 Daumenfittig, 6 zweiter Finger, 7 Armschwingen, 8 Handschwingen, 9 Band, das die Spulen der Schwungfedern verbindet. (Nach R. HESSE.)

Diese schematische Einteilung PRECHTLS kann im allgemeinen aufrecht erhalten werden, ohne daß man jedoch seinen Folgerungen bezüglich Umrißform und Flugfähigkeit beipflichten könnte. Es ist darum zunächst vorzuziehen, rein morphologische Bezeichnungen zu wählen. G. LILIENTHAL kennzeichnet die beiden extremen Typen als *Breitflügel* und *Langflügel*. Naturgemäß gibt es eine Reihe von Übergangsformen zwischen diesen beiden Extremen.

Abb. 166. Unteransicht eines Flügels vom Urubugeier nach Entfernung der Deckfedern. Typus des Breitflügels. An den Federn der Handschwinge ist deutlich der eigenartige asymmetrische Bau der Fahne erkennbar. (Nach G. LILIENTHAL.)

Der *Breitflügel* ist, wie aus Abb. 166 ersichtlich, durch seine relativ große Breite im Verhältnis zur Länge gekennzeichnet. Charakteristisch ist die strahlenartige Anordnung der Schwungfedern, die an der Flügelspitze voneinander gespreizt sind; das liegt an deren eigenartigem Bau. Diese Hartfedern haben nämlich eine asymmetrische Fahne, vorn ist sie schmal, hinten breit. Die Ungleichheit der Fahne erstreckt sich aber nicht auf die ganze Feder, sondern gegen die Kielwurzel hin erfahren Vorder- und Hinterfahne ganz unvermittelt eine starke Verbreiterung, und zwar die Vorderfahne stärker als die Hinterfahne, so daß beide gleich breit werden. Soweit nun diese Verbreiterung reicht, überdecken sich die Schwungfedern am ausgebreiteten Flügel. Der eigenartige Bau des Breitflügels hängt mit den Eigentümlichkeiten des Ruderfluges zusammen, wie noch gezeigt werden wird.

Beim *Langflügel* (Abb. 167) ist vor allem die außerordentliche Schmalheit des Flügels im Vergleiche zu seiner Länge auffallend. Besonders ausgeprägt ist dies beim Albatros (vgl. Abb. 168). Die großen Schwungfedern überdecken einander, so daß die Flügelspitze geschlossen erscheint. Der ganze Flügel bildet, wie G. Lilienthal sich ausdrückt, „gleichsam eine einzige große Schwungfeder".

Abb. 167. Fregattvogel mit Längsprofilen des Flügels. (Nach G. Lilienthal.)

Groebbels[1] hat nun an 46 Vogelarten die Umrißformen der mehr oder weniger ausgespannten Flügel gemessen und versucht, bestimmte Gesetzmäßigkeiten im Bauplan des Vogelflügels herauszufinden. Groebbels folgert aus seinem Materiale im Einklang mit der Anschauung zahlreicher anderer Autoren, daß bestimmte Beziehungen zwischen den Maßen des Vogelflügels und dem Flugvermögen bestehen; er bezieht sich vornehmlich auf die Tatsache, daß die Flügel der guten Flieger, speziell der Segler im Verhältnis zur Länge wenig breit sind, also Langflügel sind.

Groebbels konnte feststellen, daß bei Seglern die Gesamtlänge des Körpers von der Schnabelspitze bis zum Schwanzende der Länge des maximal ausgebreiteten Flügels sehr angenähert gleich ist. Hingegen ist bei schlechter fliegenden Ruderfliegern der Körper länger als der Breitflügel; die Verhältniszahl Gesamtkörperlänge in Prozent der Flügellänge steige mit der Verschlechterung des Flugvermögens. Weiterhin maß Groebbels bei verschiedenen Vogelarten die vordere und hintere Umrandung des maximal ausgebreiteten

Abb. 168. Albatros bei mittlerem Winde segelnd. (Nach G. Lilienthal.)

Flügels; er fand als Gesetzmäßigkeit, daß bei allen von ihm untersuchten Möven und Flußseeschwalben (Seglern), aber auch bei den gut fliegenden Hausschwalben und Sperbern (Nichtseglern) der vordere Flügelrand dem hinteren resp. der halben Spannweite der Flügel annähernd oder völlig gleich ist. Das findet seinen Ausdruck darin, daß vordere und hintere Flügelumrandung eine fast gleich verlaufende, nach vorn gerichtete Biegung zeigen. Je länger der hintere Flügelrand im Vergleiche zum vorderen ist, um so breiter ist der Flügel und um so mehr nähert er sich dem Flügeltypus des schlechter fliegenden Ruderfliegers. Groebbels hat weiter gefunden, daß bei Segelfliegern, deren Flügel nur so weit ausgebreitet ist, daß der äußere Rand der Handschwingen parallel zur Längsrichtung des Körpers steht, die hintere Flügelumrandung genau gleich der eben vorhandenen Spannweite ist. Ist der Flügel aber ganz ausgebreitet, so entspricht die vordere Umrandung plus der hinteren Umrandung der vorhandenen Spannweite. Bei Ruderfliegern bestehen dagegen nach Groebbels

[1] Groebbels, Fr.: Pflügers Arch. **212**, 215 (1926) — Naturwiss. **17**, 890 (1929) u. **18** (1930).

solche Gesetzmäßigkeiten nicht. Bemerkenswert sind Messungen von G. LILIENTHAL, bei welchen sich ergab, daß die Flügellänge bis zum Handgelenke im Verhältnisse zur ganzen Länge bei Nichtseglern (Fasan, Brandgans, Krähe) 0,35–0,4 beträgt, während sich bei Seglern (Urubugeier, Milan, Schwan, Steinadler, Pelikan, Fregattvogel, Kondor, Albatros) in aufsteigender Reihe viel höhere Verhältniszahlen von 0,5—0,75 ergeben. GROEBBELS konnte diese Angaben bestätigen. Daß diese Eigentümlichkeiten des Flügelbaues aerodynamisch von Bedeutung sind, ist wohl klar; doch lassen sich derzeit kaum genügend Aufklärungen geben, wenn man von den Grundtatsachen absieht.

Das *Profil des Vogelflügels*, welches — wie schon erwähnt — längs des Flügels veränderlich ist, ist ausnahmslos gekrümmt. Ein solcher Bau ist aerodynamisch äußerst zweckmäßig. Aber der Vogelflügel ist dabei keine starre Fläche wie der Tragflügel eines Flugzeuges; vielmehr kann das Profil unter verschiedenen Bedingungen verändert werden. Zunächst ist der Vogel imstande, willkürlich das Flügelprofil zu ändern. Die Hauptfedern des Vogelflügels am Ober- und Unterarme stecken nämlich in häutigen Taschen und sind durch Sehnenfäden miteinander verbunden, welche in Muskeln auslaufen (MAREY). Durch Kontraktion dieser Muskeln erfahren die Federn, welche meist eine seitliche Krümmung haben, eine Drehung um den Kiel, wobei infolge der Biegsamkeit der Fahne die gegenseitige Überdeckung der Federn gewahrt bleibt. Durch solche Verdrehungen der Federn kann das Profil flacher resp. gekrümmter gemacht werden (G. LILIENTHAL). Andererseits aber ändert sich das Flügelprofil, wie altbekannt, infolge der Elastizität der Federn unter dem Einflusse der Luftströmung, des Windes rein passiv. Ganz besonders kommt dies beim Ruderfluge in Betracht, wo das Profil beim Aufschlage stärker gekrümmt, beim Niederschlage rein passiv beträchtlich abgeflacht werden muß. Beim Niederschlage gerät der Flügel passiv in Pronationsstellung, die periphere Flügelfahne kommt höher zu liegen als die Flügelvorderkante. Am Ende des Niederschlages erscheinen die Flügelspitzen dorsalwärts durchgebogen. An Zeitlupenaufnahmen sieht man, daß beim Übergang von Niederschlag in Aufschlag die Handschwinge gegen den übrigen Flügel nach unten gebogen und herangeholt wird, wobei sie in leichte Supination gerät. Durch gleichzeitige Entspannung der Flughautspanner wird die Flughaut gewölbt (GROEBBELS[1]). Das sind naturgemäß für aerodynamische Betrachtungen äußerst komplizierte Verhältnisse.

G. LILIENTHAL hat weiter darauf hingewiesen, daß der Vogelflügel nicht nur starre, stark verdickte Vorderkanten gegenüber der flachen elastischen Hinterkante hat, sondern seine Messungen zeigen auch (s. beistehende Tabelle), daß die Segler um ein Vielfaches dickere Flügel haben als Nichtsegler (bestätigt von GROEBELS).

Verhältnis der Dicke des Unterarms und Oberarms des Vogelflügels zur Breite nach G. LILIENTHAL:

		Unterarm	Oberarm
Nichtsegler	Fasan	1/20	1/30
	Brandgans	1/17	1/20
	Krähe	1/13	1/20
Segler	Urubugeier	1/10	1/17
	Milan	1/8	1/14
	Schwan	1/7	1/13
	Steinadler	1/6,5	1/3,5
	Pelikan	1/6	1/13
	Fregattvogel	1/6,5	1/10
	Kondor	1/6,7	1/8,2
	Albatros	1/5	1/8

[1] GROEBBELS, FR.: Naturwiss. **18** (1930).

Die moderne Aerodynamik hat schon längst die Überlegenheit der gekrümmten Profile mit stark abgerundeten, verdickten Vorderkanten erkannt. G. Lilienthal weist darauf hin, daß dickere Profile gegenüber dünneren einen größeren Auftrieb erfahren. Derselbe Autor unterstreicht überall die Zweckmäßigkeit des Vogelflügelbaues und schildert in eindringlicher Weise, wieviel die Technik durch Betrachtung der „Biotechnik", der Technik des Lebens, noch lernen könnte.

Die *Flugmuskulatur* beträgt bei Vögeln 24—34% des Körpergewichtes. Sie ist bei Ruderfliegern stärker ausgebildet als bei Seglern, müssen doch die Ruderflieger sehr erheblich mehr Arbeit leisten. Eine Reihe von Autoren, z. B. Legal und Reichel[1], Winter u. a. versuchten an dem Verhältnisse p/P, d. h. Gewicht der Flugmuskeln : Körpergewicht, ein Maß für die Flugfähigkeit zu finden. Daß eine solche Betrachtung nicht das Richtige treffen kann, ist wohl heute eine allgemein anerkannte Tatsache. A. Magnan[2] hat bei 400 Vögeln feststellen können, daß Vögel mit großer Flugfläche kleine Flugmuskeln mit besonders schwachen Hebern besitzen, Vögel mit kleiner Flugfläche hingegen starke Flugmuskeln, speziell kräftige Flügelheber. Gerade die Segelflieger haben relativ die schwächste Muskulatur.

Es war darum naheliegend, daß G. Lilienthal die Frage aufwarf, ob nicht die Flugmuskeln, speziell bei den Seglern, eine Art Sperrvorrichtung besitzen. Groebbels führte diesen Gedanken weiter aus und ist geneigt, bei der Flügelmuskulatur auch eine Art *Haltefunktion* anzunehmen, eine gleitende Sperrung, die durch relativ geringen Verbrauch an Betriebsstoffen einen lange ausdauernden, nicht ermüdenden Flug ermöglicht. Eine solche Auffassung hat entschieden viel für sich. Das ganze Problem der Leistung der Flugmuskulatur ist heute noch recht unklar.

3. Spezielle aerodynamische Vorbemerkungen.

Im vorausgehenden wurde schon wiederholt angedeutet, mit wie komplizierten Verhältnissen wir bei der Betrachtung des Vogelflugs zu rechnen haben. Die bezüglichen Untersuchungen konnten nicht gleichen Schritt mit den Fortschritten der modernen Aerodynamik halten[3]. Beide Gebiete sind ja auch nicht direkt miteinander vergleichbar, wird ja doch bei den modernen Flugzeugen durch die Bewegung des Schraubenpropellers der Vortrieb erzeugt, der erst sekundär als Gegenwirkung die Luftkräfte hervorruft. Einigermaßen vergleichbar ist mit den Seglern der moderne motorlose Segelflug. Dazu kommen noch die Unklarheiten über die Windverhältnisse, die komplizierten Veränderungen des Flügelprofils und der Gesamtsegelfläche und schließlich die biologischen Eigenschaften der Vögel als Lebewesen. Sehr schwer erfaßbar ist der Ruderflug. Unsere Ausführungen können darum nur sehr unvollkommene und beiläufige Ansätze sein.

Der Rumpf vieler Vögel, speziell der guten Segler, kann wohl als ein recht *idealer Stromlinienkörper* angesehen werden, der kaum zu Unstetigkeiten resp. Wirbelbildungen Anlaß gibt, die sonst im sog. Totwasserbereiche auftreten müßten. Doch lassen sich infolge Veränderlichkeit von Schwanz- und Beinhaltung darüber keine allgemeinen Aussagen machen. Das Genannte gilt nur für den Rumpf mit angezogenen Beinen und angelegten Flügeln. Naturgemäß kommt auch dem bestgebauten Vogelflügel ein Randwiderstand (Stirnwider-

[1] Legal u. Reichel: Verh. Schles. Ges. vaterl. Kult. Breslau 1882.

[2] Magnan, A.: C. r. Acad. Sci. Paris **172**, 1077 (1921).

[3] Siehe u. a. die Bemerkungen W. Hoffs [Naturwiss. **7**, 159 u. 732 (1919)] zu Demolls sonst sehr verdienstvollen Arbeit: „Flug der Insekten und Vögel".

stand, induzierter Widerstand) zu, doch ist ihm offenbar keine allzu große Bedeutung beizumessen. Über die Größe des Profilwiderstandes, der ja von größter Bedeutung ist, sind meines Wissens direkte Bestimmungen nicht gemacht worden. Von besonderer Wichtigkeit für das Problem ist die Rauhigkeit der Flügelunterseite.

Seit langem hat man sich bei Vögeln mit der Bestimmung der *Tragfläche* beschäftigt. Da naturgemäß auch der Rumpf und Schwanz einen Auftrieb erfahren, so sind sie bei solchen Festlegungen auch zu berücksichtigen. So haben Mouillard, Müllenhoff[1], Blix[2], Winter u. a. denn auch die ganze Grundrißfläche bestimmt und sie als Segelfläche gerechnet. Infolge begreiflicher Schwierigkeiten (Messungen an toten Tieren, verschiedene Ausbreitung von Flügeln und Schwanz) haben sich dabei recht differente Resultate ergeben. Lanchester ist der Meinung, daß man die Wirkung des Körpers gleichwertig setzen kann der eines Bandes, das eine Verbindung zwischen den ausgebreiteten Flügeln bildet. Lanchester weist auch darauf hin, daß bei manchen Wasservögeln, wie z. B. beim Albatros, die Schwanzfläche im Flug durch gespreizte Schwimmfüße vergrößert werden kann. Letzteres läßt Magnan[3] außer acht, der feststellte, daß bei Landvögeln das Verhältnis von Flügelfläche zur Schwanzfläche unter 5,5 bleibt, bei Wasservögeln aber stets größer als 5 ist. Die Gesamtsegelfläche kann übrigens als nicht absolut konstant angesehen werden, denn es wechselt bekanntlich die Ausbreitung der Flügel und des Schwanzes im Segelfluge. Franz[4] hat z. B. auch beobachtet, daß Falken und Weihen im Fluge oft den Afterflügel am Daumen eigenartig spreizen, was auch eine Vergrößerung der Segelfläche mit sich bringt.

Im Zusammenhange mit der Frage der Tragfläche steht das bedeutungsvolle Problem der *Flächenbelastung*, d. h. die auf die Einheit der Flugfläche entfallende Last, der Quotient Gewicht : Flugfläche. Diese kann natürlich um so weniger als konstant angesehen werden, da ja das Körpergewicht auch innerhalb ziemlich weiter Grenzen schwankt. Zugvögel beispielsweise sind zu Beginn der Zugzeit im Durchschnitte um 30% schwerer infolge der Ansammlung der Reservestoffe, auf deren Kosten die ungeheure Flugarbeit geleistet wird (Groebbels). Die Bestimmungen von Mouillard, Müllenhoff, Winter, Richet[5] u. a., denen als Tragfläche die gesamte Grundrißfläche zugrunde gelegt ist, können darum nur grobe Mittelzahlen geben. Die Resultate der einzelnen Autoren sind ja auch verschieden genug.

Es ist naheliegend, nach Beziehungen zwischen Flächenbelastung und Flugfähigkeit zu suchen. Schon de Lucy[6], Pettigrew[7] haben deshalb, ebenso Mouillard, die Flächenbelastung f/P bestimmt[8] und Reihen betreffs des Flugvermögens aufzustellen versucht. Prechtl, Müllenhoff rechneten die Beziehung $\frac{F/2}{P/3}$ bzw. $\log \frac{F/2}{P/3}$, Blix $\frac{\sqrt{F}}{\sqrt[3]{P}}$. Abgesehen von der Variabilität dieser Zahlen, stimmen diese so aufgestellten Reihen keineswegs mit den Erfahrungen über die Flugfähigkeit. Groebbels unterzieht diese Bestimmungen darum neuerdings einer Kritik und legt sich zunächst die Frage vor, ob man hierbei die Gesamtsegelfläche benützen dürfe, da ja der Schwanz

[1] Müllenhoff: Pflügers Arch. **35**, 407 (1885).
[2] Blix, M.: Z. Biol. **21**, 161 (1885).
[3] Magnan, A.: C. r. Acad. Sci. Paris **172**, 1245 (1921).
[4] Franz, V.: Naturwiss. Wschr. N. F. **17**, 202 (1918).
[5] Richet, Ch. et Ch.: C. r. Soc. Biol. Paris **66**, 443 u. 902 (1910).
[6] de Lucy: Le vol des oiseaux etc. Presse scientifique des deux mondes 1865.
[7] Pettigrew, J. B.: Die Ortsbewegungen usw. 1875.
[8] f = Flügelfläche, F = Gesamtsegelfläche, P = Körpergewicht.

z. B. bei vielen Vögeln hauptsächlich ein Steuerorgan sei (Möve), bei manchen Hühnervögeln hingegen aus sexuellen Gründen eine besondere Entwicklung erfährt. Ähnliche Betrachtungen wären bezüglich der Beinkonturen anzustellen. Groebbels zieht es darum vor, wieder allein die Flügelbelastung in Rücksicht zu ziehen, wie es scheint, nicht mit vollem Rechte. Die Hauptsache in der Frage Flächenbelastung—Flugfähigkeit besteht wohl zunächst in einer konsequenten Scheidung zwischen Ruder- und Segelfliegern. Es ist kein Zweifel, daß Ruderflieger im allgemeinen um so schlechtere Flieger werden, je größer ihre Flächenbelastung ist, denn sie müssen ja mit ihren Flugmuskeln die hauptsächlichste Flugarbeit leisten. So ist denn auch bei den guten Ruderfliegern die Flächenbelastung relativ gering, bei den schlechten dagegen hoch. Bei den Seglern liegen die Verhältnisse ganz anders; einer unserer allerbesten Segler, der Albatros, hat eine Flächenbelastung von 18 kg pro m². Bei Seglern ist eine große Flächenbelastung eher ein Vorteil, sie ermöglicht erst ein Segeln bei starken Böen und Winden (Albatros usw.), wo andere Vögel (Adler, Geier) bereits hilflos vom Winde hin und her geworfen werden. Die Arbeit leistet ja der Wind.

Flächenbelastung in kg pro m².

	Vogelart	Flächenbelastung	Vogelart	Flächenbelastung	
nach Pütter[1] F/P	Kolibri	5,9	Albatros	18,0	(G. Lilienthal)
	Schwalbe	1,67	Silbermöve	5,0—6,7	
	Mauersegler	2,30	Sturmmöve	4,8	
	Taube	3,73	Fluß-See-schwalbe	4,0	nach Groebbels f/P
	Krähe	3,92	Rauch-schwalbe	1,6	
	Ente	14,60	Rotkehlchen	2,1	
	Storch	5,0	Wiesenpieper	2,0	
	Auerhahn	14,4	Haustaube	7,0	
	Seeadler	6,8	Haushuhn	14,2	
	Trappe	16,2			
	Singschwan	19,6			

Beim fliegenden Vogel liegt der *Schwerpunkt* weit vorne; dies spielt bei spezieller Berücksichtigung des *Druckmittelpunktes*, dem Angriffsort der Luftkraftresultierenden eine besondere Rolle für die Längsstabilität. Systematische Bestimmungen über die Lage des Druckmittelpunktes an Vögeln bzw. Vogelmodellen unter verschiedenen Bedingungen fehlen offenbar noch. Der Druckmittelpunkt ändert mit variablem Anstellwinkel und auch mit der Fluggeschwindigkeit, die bei Vergrößerung den Anstellwinkel verkleinert, seine Lage. G. Lilienthal gibt ganz allgemein an, daß der Druckmittelpunkt der Flügel etwas vor dem Schwerpunkt des Vogels liegt, der Druckmittelpunkt des Schwanzes aber ziemlich weit nach rückwärts vom Schwerpunkte, was das Umkippen verhindert. Das Schwanzsteuer ist also für die Längsstabilität von bestimmender Bedeutung. Für die Erhaltung der Querstabilität kommen dagegen vornehmlich die Flügel in Betracht, wobei nach G. Lilienthal wiederum die schwache Längskrümmung der Flügel von Wert ist[2].

Es besteht kein Zweifel, daß Vögel, ebenso wie starre Konstruktionen, im Fluge rein mechanisch-automatisch in einem stabilen Gleichgewichtszustande verharren können. Darüber war sich schon Marey klar. Lanchester hat es experimentell gezeigt, auch Bethe[3] konnte dies bei seinen Versuchen in ganz

[1] Pütter, A.: Naturwiss. **2**, 701 (1914).

[2] J. v. Uexküll meint in einer kurzen Mitteilung [Pflügers Arch. **187**, 25 (1921)] wohl zu Unrecht, daß der Vogelkörper und nicht die Flügel das Segel seien; daß dem Vogelkörper ein Hauptanteil an der Steuerung zukommt, dürfte aber nicht zu bezweifeln sein.

[3] Bethe, A.: Biol. Zbl. **14**, 563 (1894).

klarer Weise zeigen. Wenn er totchloroformierten Vögeln eine bestimmte Flugstellung mittels eines Drahtkorsetts gab und sie mittels einer eigenen Fallanordnung fallen ließ, so kamen sie nicht nur in voller Gleichgewichtserhaltung am Boden an, sondern sie drehten sich sogar in die Normallage um, wenn sie mit dem Rücken nach unten fallen gelassen wurden.

Trotz alledem können aber die Beherrscher der Lüfte nicht einfach mit starren Flugsystemen verglichen werden. Sie sind ihnen vielmehr *weit überlegen*. Man wolle hier nicht einwerfen, daß die mit den modernen Flugzeugen erreichten Geschwindigkeiten weit über die maximalen Fluggeschwindigkeiten unserer leistungsfähigsten Vögel hinausgehen[1] und daß man die Beherrscher der Lüfte schon übertroffen hätte, wie es hier und da zu lesen ist[2]. Selbst der Ruderflieger arbeitet mit einer *ganz anderen Kraftökonomie*, die heute noch gar keinen Vergleich mit einem durch einen Motor angetriebenen Flugzeuge zuläßt. Das Flugzeug fliegt trotz des Windes, der Segelflieger durch den Wind. Stundenlange Flüge werden mit minimalem Kraftaufwande ausgeführt, Böen wird in der geschicktesten Weise getrotzt, kühne Wendungen werden ausgeführt, beim Auf- und Absteigen Beute gefangen. Wie unbeholfen und unsicher ist dagegen noch der motorlose Segelflug des Menschen! Auch die Ruderflieger nützen den Wind. Diese große Überlegenheit jedem starren Flugsystem gegenüber liegt in den biologischen Eigenschaften der Vögel. Wir wollen diese hier nur übersichtlich skizzieren, ihre Details mögen in entsprechenden Kapiteln dieses Handbuches[3] nachgesehen werden.

4. Für den Flug speziell in Betracht kommende biologische Eigenschaften der Vögel.

Alle fliegenden Lebewesen besitzen *willkürliche* Bewegungsfreiheit. Der Vogel kann willkürlich seine Segelfläche ändern, vergrößern oder verkleinern, durch verschiedene Flügelstellungen seine Spannweite abändern, er kann in gewissem Ausmaße seinen Schwerpunkt verschieben, verschiedene Anstellwinkel erreichen. Er kann seine Flugrichtung bestimmen, da ihm ausgezeichnete Steuereinrichtungen zur Verfügung stehen; er kann gegen und mit dem Winde fliegen, wenn der Wind nicht allzu große Stärken erreicht; auch solchen können die großen Segler noch trotzen. Mit Hilfe von Flügelschlägen kann sich der Vogel im Ruderfluge lange Zeit vom Winde völlig unabhängig machen, ohne eine Einbuße an freier Beweglichkeit zu erleiden. Mit erstaunlicher Schnelligkeit kann der Vogel auf- und absteigen: wer sah nicht schon Raubvögel in fast lotrechter Linie auf ihre Beute losschießen. Nicht zu unterschätzen sind die ausgezeichneten Sehwerkzeuge, welche die Vögel besitzen.

Ohne auf diese mehr weniger selbstverständlichen Eigenschaften näher einzugehen, soll noch auf eine Anzahl prompter Reflexe hingewiesen werden, die für die Stabilisierung der Vögel im Fluge nicht unwesentlich sein dürften. Sie bedeuten wegen ihrer Promptheit noch wesentliche Vorteile gegenüber Willkürbewegungen.

---

[1] Groebbels [Naturwiss. **18** (1930)] hat besonders darauf aufmerksam gemacht, daß zwar die „absolute" Geschwindigkeit der Flugzeuge die der Vögel weit übertrifft, daß sie aber die „relative" Geschwindigkeit der Tiere bei weitem nicht erreicht. Ein Maß für die „relative" Geschwindigkeit findet Groebbels dadurch, daß er berechnet, wievielmal die Eigenlänge des Vogels in dem in einer Sekunde oder einer Minute zurückgelegten Wege enthalten ist.

[2] Groebbels (zitiert Anm. 1) weist auch darauf hin, daß die *Leistungsbelastung*, welche ein Ausdruck für das maximal mögliche Zuladegewicht ist, bei den Vögeln eine noch wesentlich günstigere ist als selbst bei unseren kleinsten Leichtmotorflugzeugen, die sich durch besonders große „relative" Geschwindigkeit auszeichnen.

[3] Fischer, M. H.: Dieses Handbuch **11**, I. Teil, S. 797—865 (1926) und dies. Bd. S. 97.

Wenn man bei Vögeln ganz kurze rasche Drehungen, sog. „*Kippbewegungen*", ausführt, so treten eine Reihe von Schwanz- und Flügelreflexen auf (Marey[1], Cohnheim[2], Trendelenburg[3], Dittler und Garten[4], Groebbels[5]). Kippt man eine Taube oder Möve — mit dem Rücken nach oben an den Füßen gehalten — nach vorne, so wird der Schwanz gehoben und gespreizt; es kann dabei auch ein Flügelschlag erfolgen resp. bei der Möve Schwebestellung der Flügel eintreten. Bei Kippen nach hinten wird der Schwanz gesenkt und zusammengelegt, bei kräftiger Drehung erfolgen wieder Flügelschläge bzw. Schwebestellung bei der Möve. In der neuen Lage gehalten, gehen Schwanz und Flügel rasch wieder in die Ruhelage zurück; bei jeder Vergrößerung der Drehung treten sie prompt wieder auf. Groebbels nennt diese Reflexe „Telegraphendrahtreaktionen", weil man sie bei auf Telegraphendrähten sitzenden Schwalben besonders gut sieht[6]. Dittler und Garten bestimmten die Reflexzeiten mit 30—40 σ an Tauben mit Kopfkappe. Schaukelt man einen an den ausgebreiteten Flügeln gehaltenen Vogel hin und her, so werden die Beine gestreckt und die Zehen gespreizt, der Schwanz geht jedesmal nach unten, wenn sich der Kopf nach oben bewegt und umgekehrt („Schaukelreaktion" nach Groebbels). Groebbels beschreibt noch andere Modifikationen und Details. Diese Reflexe stehen jedenfalls mit der Erhaltung der Längsstabilität der Vögel im Zusammenhang.

Für die Erhaltung der Querstabilität kommen wieder ebenso prompte Reflexe — Reflexzeiten gleichfalls 30—40 σ nach Dittler und Garten — in Betracht, die man durch Seitwärtskippen um die Längsachse erhält. Bei geringem Kippen nach rechts geht beispielsweise der rechte Flügel nach abwärts, der linke wird stark gehoben, der Schwanz wird kurz gespreizt[7].

Alle diese Reflexe sind schon im „*Balancierversuche*" zu beobachten, wenn man Vögel (Tauben) mit Kopfkappe auf einem Stabe sitzend durch Drehen und Neigen aus dem Gleichgewichte zu bringen versucht.

Bemerkenswert sind auch die Feststelluungen von Ewald[8], Trendelenburg und Groebbels, daß man bei einer an den Beinen gehaltenen Taube auf Heben und Senken Flügelspreizung, bei der Möve Schwebestellung der Flügel bekommt. Läßt man eine Taube mit angelegten Flügeln mit dem Bauche nach unten fallen, dann werden die Flügel gehoben, es folgen Flügelschläge und Wegfliegen. Läßt man das Tier mit dem Rücken nach unten fallen, dann werden die Flügel geöffnet, gehoben, und das Tier dreht sich mit einigen Flügelschlägen um. Hält man eine Taube am Rücken oder an den Füßen und senkt sie nach unten, so erfolgt Schwanzhebung, es werden die Beine nach vorne ausgestreckt und die Zehen gespreizt, von Groebbels „Landungsreaktion" genannt, weil sie beim Landen der Vögel gesehen wird (bereits von Ewald beschrieben).

Nur hingewiesen sei darauf, daß, abgesehen von den Reflexen, welche durch Bewegungen erzielt werden können, auch die sog. Lage- bzw. Haltungsreflexe für den Vogelflug von Bedeutung sein können. Daß das Labyrinth mit dem Flugvermögen in Zusammenhang steht, zeigt Ewalds alte Beobachtung, daß labyrinthlose Tauben nicht mehr fliegen können. Dasselbe tritt schon nach alleiniger beiderseitiger Exstirpation der Pars superior Labyrinthi ein (Ben-

---

[1] Marey, E. J.: Le vol des oiseaux. Paris 1890.

[2] Cohnheim: Jb. wissensch. Ges. Luftfahrt **3**, 1 (1914).

[3] Trendelenburg, W.: Arch. f. Anat. u. Physiol. **1906**, S. 1 und Suppl.-Bd. **1906**, S. 231.

[4] Dittler, R. u. S. Garten: Z. Biol. **68**, 499 (1918).

[5] Groebbels, Fr.: Z. Biol. **76**, 83 u. 127 (1922).

[6] Abbildungen s. M. H. Fischer: dieses Handbuch, dies. Bd. S. 131.

[7] Abbildungen s. M. H. Fischer: dieses Handbuch, dies. Bd. S. 131.

[8] Ewald, J. R.: Nervus octavus. Wiesbaden: J. F. Bergmann 1892.

JAMINS und HUIZINGA[1]). Nach GROEBBELS[2] gibt es schon keinen Spontanflug mehr nach Entfernung gewisser, speziell der hinteren sagittalen Ampullen. RUFFINI[3] behauptet, daß Vögel auch nach Exstirpation des paratympanischen Organs das Flugvermögen eingebüßt haben, was BENJAMINS[4] ganz entschieden bestreitet. Das Flugvermögen geht auch verloren, wenn man nach W. TRENDELENBURG beiderseits die zu den Flügeln gehörigen Hinterwurzeln durchschnitten hat.

GROEBBELS hat erstmalig bei fliegenden Tauben das Labyrinth galvanisch gereizt und dadurch charakteristische Störungen des Fluges erzielen können. Auch diese Tatsache zeigt, daß die Labyrinthe beim Fluge eine wichtige Rolle spielen.

Auf Grund von vergleichend morphologischen Untersuchungen über das Gehirn verschiedener Vogelarten meint GROEBBELS[5] zwei charakteristische Vogelhirntypen feststellen zu können. Der „*occipitotemporale*" Typ sei ausgezeichnet durch eine große Verhältniszahl Vorderhirnbreite: Vorderhirnlänge und ein weites Hinausrücken des Mittelhirns hinter die caudale Fläche des Vorderhirns; dieser Hirntypus findet sich bei Tagraubvögeln, Eulen, Tauben, Mauerseglern, Möven, kurz bei Vögeln, die durch gutes Flugvermögen und einen gut entwickelten Gesichtssinn ausgezeichnet sind. Der entgegengesetzte „*frontale*" Typ sei hingegen bei schwerfälligen Fliegern (Hühnern, Spechten, Enten usw.) vertreten. GROEBBELS vertrat auf Grund seiner Untersuchungen die Auffassung, der Vogelflug sei ein physiologisch-anatomisches Problem. Darin liegt sicher eine gewisse Wahrheit, wenn man dadurch die Überlegenheit der Vögel charakterisieren will. Man darf das Flugproblem aber jedenfalls nicht allein von der biologischen Seite betrachten.

5. Die einzelnen Flugarten.

a) Der Gleitflug.

Ein Flugkörper wie der Vogelkörper, der spezifisch schwerer ist als Luft, sinkt, sich selbst überlassen, der Schwerkraft entsprechend. Die dabei erweckten Luftkräfte, speziell der Auftrieb, sind bei ruhiger oder gleichförmig bewegter Luft ohne Wind (!) nicht imstande, den Vogel vor Höhenverlust zu schützen, der Vogel muß im Gleitflug allmählich zur Erde vorwärts und abwärts gleiten. Die Gleitflugkurve hängt dabei ab von der Profilform, vom Anstellwinkel, von der Anfangsgeschwindigkeit, von der Höhe, aus welcher der Gleitflug erfolgt usw. Ein Flugkörper, der unter einem bestimmten Anstellwinkel abwärts gleitet, kann den dabei erreichten Gewinn an Geschwindigkeit dazu benützen, um bei verändertem Anstellwinkel unter Verlust an Geschwindigkeit wieder anzusteigen (MAREY, WINTER, MOUILLARD u. a.). Er kann aber dabei nie die ursprüngliche Höhe wieder erreichen, *kann nie Energie gewinnen*, im Gegenteil, er muß wegen seines Widerstandes Energie verlieren.

Zur *Erzielung* eines *dauernden Fluges muß Arbeit geleistet werden*, der Vogelkörper muß einen Antrieb haben. Dieser Antrieb muß einerseits eine *Vortriebskomponente* gegen den Widerstand zur Erzielung von Geschwindigkeit, andererseits eine der Schwerkraft entgegenwirkende *Auftriebskomponente* zur Folge haben. Die Energiequelle für diesen Antrieb ist nun beim Segelfluge ausschließ-

[1] BENJAMINS, C. E. u. E. HUIZINGA: Pflügers Arch. **221**, 104 (1928).
[2] GROEBBELS, F.: Pflügers Arch. **214**, 721 (1926); **216**, 507; **217**, 631; **218**, 89, 198, 408 (1927).
[3] RUFFINI, A.: Arch. ital. Otol. **31**, 397 (1920).
[4] BENJAMINS, C. E.: Arch. néerl. Physiol. **11**, 215 (1926).
[5] GROEBBELS, F.: Pflügers Arch. **187**, 299 (1921) und Naturwiss. **10**, 988 (1922).

lich im Winde zu suchen, beim Ruderfluge dagegen kommt vornehmlich die Flügelarbeit in Betracht. Jedoch ist auch beim Ruderfluge der Wind mit zu berücksichtigen; die Vernachlässigung dessen ist wohl mit ein Grund für die oft ungeheuerlich hoch errechneten Arbeitsleistungen der Vögel.

b) Der Segelflug oder Schwebeflug[1].

Demoll faßt den Segelflug und Gleitflug unter dem Namen „Drachenflug" zusammen, weil bei diesen Flugarten das Primäre die Fortbewegung und das Sekundäre die Hebung des Körpers sei. Den Ruderflug und Schwirrflug nennt er dagegen „Hubflug", weil dort das Primäre die Hebung und das Sekundäre die Fortbewegung sei; zu letzterem gehöre insbesondere der Flug der Insekten. Gegen eine solche Auffassung lassen sich mancherlei Einwände erheben, sie ist auch nicht unwidersprochen geblieben.

Unter *Segelflug* (vol à voile) versteht man die Erscheinung, daß gewisse Vögel minuten-, ja stundenlang ohne aktive Flügelarbeit, sei es in gerader Linie, sei es in Kreisen oder Spirallinien, dahinfliegen und dabei nicht notwendig an Höhe verlieren müssen, ja sogar an Höhe gewinnen können. Den *Antrieb* leistet — zunächst ganz allgemein gesprochen — die *Windenergie*. In der Meteorologie spricht man von der „turbulenten Struktur" des Windes, womit gesagt sein soll, daß das *Hauptcharakteristikum des Windes in fortwährenden Änderungen der Stärke*, der *Richtung* und der *Geschwindigkeit* der Luftströmung besteht. Man kann auch von „*Windpulsationen*" (Breguet) sprechen und darunter die algebraische Summe von sinusartigen Schwankungen verschieden in Frequenz, Phase und Amplitude verstehen. Ein „gleichmäßiger Wind" ist also eine contradictio in adjecto.

Setzt man das Bestehen *gleichmäßiger horizontaler Luftströmungen* voraus, so ist von vornherein festzustellen, daß solche Luftströmungen *ohne jeden Einfluß auf einen Flugkörper* bleiben müssen. Ein Segelflug ist unter solchen Bedingungen als unmöglich zu bezeichnen, der Flugkörper (Vogel) muß ohne eigene Arbeitsleistung im Gleitfluge niedergehen. Somit sind alle Erklärungsversuche des Segelns, in welcher Form auch immer, unter der Voraussetzung gleichmäßiger horizontaler Luftströmungen, wie sie von Marey, Blix[2], Winter, Ahlborn[3], Hesse u. a. vertreten wurden und immer wieder auftauchen[4], als einfach physikalisch verfehlt anzusehen. Die „Schwirrtheorie" S. Exners[5], der die Meinung vertrat, die Vögel könnten sich beim Schweben durch andauernde kleine, kaum sichtbare Flügelschläge in der Luft halten, widerspricht den Beobachtungstatsachen und ist auch aus stoffwechselphysiologischen Gründen undiskutabel, wie speziell Gildemeister[6] gezeigt hat.

Schon Rayleigh[7] schrieb, ein Vogel könne seinen Flug ohne Flügelbewegung nur fortsetzen, wenn seine Bahn nicht horizontal ist (Gleitflug) oder die Luftströmung nicht horizontal oder nicht gleichmäßig ist (Wind). Die zwei letzten

[1] Es ist im Rahmen dieser kurzen Übersicht völlig ausgeschlossen, alle neueren Arbeiten anzuführen, die in den flugtechnischen Zeitschriften in großer Fülle erschienen sind. Fast jedes Heft dieses aufstrebenden Wissensgebietes bringt mit dem Vogelflug zusammenhängende Arbeiten. Vgl. dazu T. Dreisch (1922), der eine recht vollständige, objektive Übersicht gibt auch über Anschauungen, die in den Rahmen dieses Artikels nicht aufgenommen werden konnten.

[2] Blix, M.: Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.) **2**, 141 (1891).

[3] Ahlborn: Abh. naturwiss. Ver. Hamburg **14**, (1896). Derselbe hat allerdings in einer neueren Arbeit (s. später) seine ursprüngliche Ansicht völlig aufgegeben.

[4] Noguès, M. P.: C. r. Acad. Sci. Paris **170**, 65 (1920).

[5] Exner, S.: Pflügers Arch. **114**, 109 (1906).

[6] Gildemeister, M.: Pflügers Arch. **135**, 366 (1910).

[7] Rayleigh: Nature **27**, 543 (1883).

Möglichkeiten gelten im allgemeinen als Voraussetzung für den Segelflug, doch sind über diese Dinge die Akten noch nicht geschlossen. Als „*statischen Segelflug*" bezeichnet man einen solchen, wo aufsteigende Luftströmungen das Absinken des Flugkörpers verhindern, ja ihm evtl. einen Vortrieb verleihen. Solche vertikale Windkomponenten sind überaus häufig an Küsten, Bergketten, Abhängen als Hangwind, über Waldblößen, Schiffen u. dgl. als thermischer Aufwind zu beobachten (LANCHESTER, GILDEMEISTER[1], WIESELSBERGER[2], ERHARD[3], RUNGE[4], WEGENER[5], v. KÁRMÁN[6]). In jedem Winde stecken wohl vertikale Windkomponenten (BREGUET). Messungen solcher mit in Drachen eingebauten Anemometern und Dynamometern wurden u. a. von IDRAC[7] vorgenommen.

Die zweite Art des Segelfluges, die in der Ausnutzung der Turbulenz des Windes, der Windfluktuationen oder Windpulsationen besteht, heißt „*dynamischer Segelflug*". Eine ganze Reihe von Autoren, wie LANCHESTER, LANGLEY[8], IDRAC[9], WEGENER[5], v. KÁRMÁN[6], RATEAU[10], BREGUET[11], HUGUENARD, MAGNAN und PLANIOL[12], BAZIN[13] u. a. haben sich mit diesem Probleme eingehender beschäftigt. Entgegen seiner früheren Auffassung bezeichnet nunmehr auch AHLBORN[14] die Turbulenz, d. h. die Energie der vertikalen und horizontalen Windschwankungen als Energiequelle für den Segelflug.

Nach dem allerdings nur annäherungsweise geltenden Gesetze[15] $k = \zeta F \varrho v^2$ ist die Luftkraft proportional der Fläche und dem Quadrate der Geschwindigkeit. Soll nun ein segelnder Vogel, ohne Höhe zu verlieren, weiterfliegen, so ist klar, daß der Auftrieb (die eine Komponente der Luftkraft) mindestens ebenso groß sein muß als das Vogelgewicht; es wird also bei gegebener Tragfläche eine bestimmte Minimalgeschwindigkeit nötig sein, bei welcher der Vogel weitersegeln kann. Dieselbe heißt „*Schwebegeschwindigkeit*". Mit anderen Worten, ein Vogel muß, um sich schwebend zu erhalten, um so schneller fliegen, je größer seine Flächenbelastung ist. Sollte nun das von MÜLLENHOFF u. a. aufgestellte Ähnlichkeitsgesetz, daß große und kleine Tiere im ganzen in bezug auf die Größe der Flugflächen geometrisch ähnlich gebaut sind, Geltung haben, was allerdings WINTER — und offenbar nicht zu Unrecht — bestreitet, so ergäbe sich nach der bekannten HELMHOLTZschen Berechnung eine interessante Konsequenz[16]. Weil nämlich bei Größenzunahme der Vögel die Flügelfläche nur im Quadrate, das Gewicht aber im Kubus wächst und daher die Flächenbelastung mit der Größenzunahme steigt, so ergäbe sich, sobald angenommen wird, daß auch eine gewisse Maximalgeschwindigkeit von fliegenden Vögeln nicht überschritten werden kann, theoretisch eine bestimmte Vogelgröße, der das Fliegen, speziell der Ruderflug, nicht mehr möglich wäre.

---

[1] GILDEMEISTER, M.: Pflügers Arch. **135**, 366 (1910).
[2] WIESELSBERGER, C.: Naturwiss. **1**, 615 (1913).
[3] ERHARD, H.: Verh. dtsch. zool. Ges. **1913**, 201 — Naturwiss. **2**, 357 (1914).
[4] RUNGE, C.: Naturwiss. **10**, 879 (1922).
[5] WEGENER. K.: Naturwiss. **11**, 4 (1923).
[6] KÁRMÁN, TH. v.: Naturwiss. **10**, 121 (1922).
[7] IDRAC, P.: C. r. Acad. Sci. Paris **170**, 269 (1920; **179**, 1136 (1924).
[8] LANGLEY: On the internal work of wind. Amer. J. Sci. **4**, 41 (1894).
[9] IDRAC, P.: C. r. Acad. Sci. Paris **177**, 747 (1923); **179**, 28, 1136 (1924).
[10] RATEAU, A.: C. r. acad. Sci. Paris **178**, 280 (1924).
[11] BREGUET, L.: C. r. Acad. Sci. Paris **178**, 623, 755, 925, 2238 (1924) — Le vol à voile dynamique des oiseaux. Paris 1925.
[12] HUGUENARD, E., A. MAGNAN u. A. PLANIOL: C. r. Acad. Sci. Paris **176**, 287, 636; **177**, 1009 (1923); **178**, 193 (1924).
[13] BAZIN, A.: C. r. Acad. Sci. Paris **176**, 1483 (1923).
[14] AHLBORN, FR.: Ber. Abh. Ges. Luftfahrt, Beih. 5, 1 (1921).
[15] Vgl. oben S. 324.
[16] S. dazu C. RUNGE: Naturwiss. **10**, 879 (1922).

Über die *Art und Weise der Ausnützung der Windenergie* gehen die Anschauungen noch auseinander. Von Mouillard und Langley wurde die sog. Theorie der „*Russischen Berge*" aufgestellt; ein anschauliches Beispiel für diese Auffassung gaben Bazin und Lanchester durch das Modell der „wellenförmigen Rutschbahn". Dieser Anschauung hat sich auch Th. v. Kármán angeschlossen, der die mathematischen Grundlagen der Theorie der wellenförmigen Rutschbahn gab und einige andere anschauliche Vergleiche ausführte. Die Theorie des sog. „*kreuzenden Windes*" stammt von A. Sée (1911). In letzter Zeit wurde dieses Problem von einer Reihe französischer Autoren, speziell Breguet, Idrac, Huguenard, Magnan und Planiol auf Grund von aerodynamischen Messungsergebnissen mathematisch angegangen.

Breguet faßt die *innere Windenergie* als die *Summe der Energien* einer Reihe *von harmonischen Pulsationen* (Fourier); eine Windpulsation ist aber nicht allgemein als eine einfache sinusoidale Funktion anzusehen, sondern als die algebraische Summe einer Serie von einfachen sinusoidalen Funktionen, die in Amplitude, Frequenz und Phase differieren. Um nun die Gesamtenergie mathematisch fassen zu können, zerlegt Breguet die *Windpulsationen in drei Elementarpulsationen:* 1. in bezug auf die Flugfläche *vertikale*, 2. *horizontale auf die Flugrichtung normale* und 3. *horizontale in der Flugrichtung*. Breguet kommt auf Grund seiner Betrachtungen zu dem Resultate, daß auch die stärksten horizontalen Windpulsationen, die man bisher am Meere gemessen hat (Windgeschwindigkeiten von 5—7 m/sk von 3—8 Sekundenperioden) nicht imstande seien, genügend Energie für den Segelflug zu liefern, wenn sie auf die Flugfläche in der Flugrichtung von vorne einwirken. Dieselben Pulsationen hätten aber eine viel größere Wirksamkeit, wenn sie von der Seite erhalten werden. Ein Flugkörper müsse sich also, um möglichst viel Windenergie auszunützen, so einstellen, daß die stärksten Windpulsationen von der Seite her auffallen. Breguet meint behaupten zu können, daß eine solche Orientierung bei den Seglern unter den Vögeln im Segelfluge die Regel sei und daß sich dadurch auch der häufig beobachtete Zickzackflug erklären ließe. Aus vertikalen Pulsationen, auch von sehr kurzer Periode (bis 1-Sekunden-Perioden), können die Segler (Albatros) offenbar allein auch nicht genügend Energie zum Segeln schöpfen. Man dürfe aber beim Segelfluge nicht allein eine der Elementarpulsationen berücksichtigen, sondern müsse beachten, daß sich die Effekte aller harmonischen Pulsationen, der horizontalen, gleichwie der vertikalen, superponieren. Gerade deshalb sei auch der Segelflug, entgegen oft vertretenen Meinungen, nicht nur bei starkem Winde, sondern auch bei schwächerem möglich.

Nun ist es eine altbekannte Tatsache (siehe z. B. O. Lilienthal), daß die Windstärke mit zunehmender Höhe zunimmt. Darauf gründet sich die Auffassung, daß die Segler auch die *vertikale Schichtung der Atmosphäre* (verschiedene Windgeschwindigkeit in verschieden hohen Luftschichten) beim Segelfluge ausnützen (z. B. Wegener). Damit läßt sich auch die Eigenart des Kreisens beim Segelfluge in Zusammenhang bringen, falls damit Auf- und Absteigen verbunden wird. Lanchester ist allerdings auch zuzustimmen, wenn er die Meinung ausspricht, eine Bedeutung des Kreisens liege darin, daß der Vogel dadurch an Ort und Stelle verharren kann. Idrac hat vom Schiff aus kinematographische Aufnahmen vom Albatros (Abb. 168) gemacht, dabei die Windgeschwindigkeit mit Anemometern und die Schiffsschwankungen mit Accelerometern gemessen. Er meint schließen zu dürfen, daß der Albatros keine aufsteigenden Luftströmungen benütze und daß auch die Windirregularitäten keine wesentliche Rolle spielen. Die Hauptsache sei die Ausnützung der verschiedenen Windgeschwindigkeiten in verschieden hohen Luftschichten, in denen die Albatros bei ihren Manövern

auf- und absteigend kreuzen. Bei einem solchen Manöver fliegt der Albatros knapp an der Oberfläche des Wassers hinter eine Welle, die ihn gegen den Wind deckt, dann wendet er sich gegen den Wind und erhebt sich bis zu 10—15 m Höhe; sich zur Seite wendend, steigt er dann wieder, den Wind seitlich oder im Rücken, zur Wasseroberfläche ab. Die Perioden seien recht konstant, bei Diomedea melanophris 7—9 Sekunden, bei Diomedea exulans 10—11 Sekunden dauernd. Diese Manöver seien allerdings nur bei Vögeln von großer aerodynamischer Geschwindigkeit möglich, die IDRAC beim Albatros zu 15—28 m/sk aus seinen Kinoaufnahmen bestimmte. Der Segelflug könne aber offenbar schon bei Windgeschwindigkeiten von 5 m/sk beginnen. So große Windgeschwindigkeiten sind nun am Land knapp über dem Erdboden relativ selten; die hier vorhandenen Windstärken genügen offenbar nicht, um für einen Flugkörper einen dynamischen Segelflug zu ermöglichen (WEGENER). Die Erfahrungen, daß unsere guten Segler (Adler, Kondore, Weihen usw.) meist in Höhen von mehr als 100 m, also in Höhen größerer Windgeschwindigkeit, segeln, stimmen damit überein.

G. LILIENTHAL[1] ist auf Grund eigener Experimente zu abweichenden Anschauungen gekommen. An einer rotierenden Versuchsfläche, die dem Flügel eines Fregattvogels in doppeltem Maßstabe nachgebildet war, wurden an der Unterseite des stark gekrümmten Profils mit verdickter, vornübergeneigter Vorderkante bewegliche Fähnchen angebracht. Wurde ein derartiges Profil mit einer Geschwindigkeit von 10 m/sk mit Hilfe eines Rundlaufes (also in gleichmäßigem Luftstrome!) rotiert, so stellten sich die Fähnchen in eine bestimmte Richtung. LILIENTHAL folgert, daß also unter diesen Bedingungen an der Unterseite des Flügels eine ganz charakteristische Luftströmung statthat. Weil nun diese wirbelnde Luftströmung sich schließlich etwa in der Mitte des Flügels teilt und dann seitlich abgedrängt wird, so daß eigenartige Spiralen entstehen, nennt sie LILIENTHAL „*Widderhornwirbel*". Experimente mit einem ganzen Modell eines Fregattvogels ergaben ähnliche Wirbel an den Flügeln; auch an der Unterseite des Vogelkörpers können nach dem Autor gleiche Wirbelbewegungen vorkommen. LILIENTHAL meint nun, der Wind erzeuge beim Segelfluge solche Wirbelbewegungen, welche die Ursache des Auftriebes und Vortriebes seien. Der Vogel ruhe auf dem Widderhornwirbel wie auf einer sich ständig erneuernden Luftwalze[2]. Diese Theorie LILIENTHALS ist physikalisch unkorrekt.

Eine merkwürdige Ansicht vertritt W. FRÖHLICH[3], der die Spannung des Kleingefieders, die beim Fluge auftreten soll, in Beziehung zum Segeln bringt. Geradezu mystisch ist HANKINS[4] Meinung, welcher alle Turbulenztheorien ablehnt, den Segelflug für unerklärbar hält und von einer „geheimnisvollen" Ausnutzung der Energie der Sonnenstrahlen spricht.

Zu den hervorragendsten Vertretern der Segler gehören die Seevögel wie Albatros, Fregattvogel, die verschiedenen Möven, Seeschwalben usw., von den Landvögeln Adler, Kondor, Geier, Falke, also Raubvögel, weiter Storch, Kranich, wie andere Wasservögel usw.

c) Der Ruderflug und verwandte Flugarten (Schwirrflug, Rüttelflug, Wellenflug).

Beim Ruderflug leistet der Vogel mittels Flügelschlag aktive Arbeit. Man ist nur imstande, einige Grundprinzipien dieser komplizierten Fortbewegungsart zu skizzieren, die größtenteils bis auf die grundlegenden Arbeiten MAREYS zu-

---

[1] LILIENTHAL, G.: Jb. wiss. Ges. Luftfahrt **2**, 115 (1913/14) — Naturwiss. **4** (1916); **10**, 432 (1922) — Naturwiss. Wschr. **20**, 640 (1921). Ebenso Biotechnik des Fliegens 1925.

[2] Weitere, hier nicht erörterte Deutungsversuche finden sich bei TH. DREISCH (1922).

[3] FRÖHLICH, W.: Naturwiss. Wschr. **20**, 197 (1921); **21**, 64 (1922).

[4] HANKIN, E. H.: Proc. Cambridge philos. Soc. **20**, 219; 460 (1921).

rückgehen. Trotz der außerordentlichen Fortschritte der Kinematographie scheint dieses wertvolle Hilfsmittel bisher doch nur vereinzelt (z. B. von Groebbels) zu genaueren Studien verwertet worden zu sein. Aerodynamisch läßt sich das Problem des Ruderfluges einstweilen kaum erfassen.

Groebbels[1] hat eine neue einfache Methode zur Untersuchung des Ruderfluges angegeben, die infolge ihrer Billigkeit und leichten Anwendbarkeit gegenüber der Kinematographie mancherlei Vorteile besitzt: die sog. „*Chronozyklographie*". Am Handgelenk oder an der Vorderkante der Handschwinge, z. B. des rechten Flügels, ebenso am Rücken (Ileum) und am caudalen Ende der Crista sterni werden leichte elektrische Lämpchen befestigt. Zu den Lämpchen führen mehrere Meter lange, feine, biegsame Drähte, die mit einem Chronozyklographen in Verbindung stehen. Zehnmalige Stromunterbrechung in der Sekunde mit gleichzeitigem Erlöschen der Lämpchen besorgt die Zeitschreibung. Der so armierte Vogel wird in einem dunklen, nur durch eine rote Lampe etwas erhelltem, großem Raume so in die Luft geworfen, daß er von links nach rechts, parallel zu der Platte einer vorbereiteten, großen photographischen Kamera mit geöffnetem Verschlusse vorbeifliegt. Dann zeichnet der Vogel mit seinen Lämpchen auf der lichtempfindlichen Platte seine „*Flugkurven*" auf. Durch Abmessung der Distanz von Rücken- und Bauchlämpchen erhält man den Maßstab für die photographierten Kurven. Groebbels untersuchte auf diese Weise den Flug verschiedener Vögel (Taube, Kibitz, Rabenkrähe, Star, Amsel und Sperling). Es ist, wie sich zeigen wird, kein Zweifel, daß diese Methode bei entsprechend sorgfältiger Anwendung recht wertvolle Resultate liefert.

Beim Ruderflug müssen sicher charakteristische Wirbel entstehen, welche die Ursache für den Auftrieb und Vortrieb bilden. Experimentelles ist darüber leider so gut wie nichts bekannt. A. Tschermak schlägt vor, beim Niederschlage des Flügels zweckmäßigerweise einen vom Vogelkörper nach hinten gerichteten Anteil zu unterscheiden, der einen „*Treibwirbel*" zur Überwindung des Stirnwiderstandes und zur Erzeugung von Beschleunigung zur Folge habe (s. Abb. 169) und einen nach unten gerichteten Anteil, der einen „*Tragwirbel*" erzeuge. Von manchen Seiten[2] wird die übrigens alte Auffassung Pettigrews wieder vertreten, daß die Flügel infolge des eigenartigen Baues der Federn wie ein Schraubenflügel bzw. Propeller wirken, daß sie gleichzeitig heben und vorwärtstreiben[3]. Die Flügelarbeit kann nur so lange als alleinige Kraftquelle für den Flug angesehen werden, als man jede bewegte Luft (Wind) ausschließt, und auch dann müssen naturgemäß die Luftkräfte berücksichtigt werden, die jeder Flugkörper erweckt, wenn er eine wechselnde Geschwindigkeit hat. Lanchester spricht geradezu davon, daß die Flügelschläge nur als Antriebskraft für den „Segelflug" anzusehen sind. Bei Wind gelten naturgemäß auch ähnliche Betrachtungen für die Ruderflieger wie für die Segler. Es unterliegt keinem Zweifel, daß auch die Ruderflieger die Windenergie ausnützen.

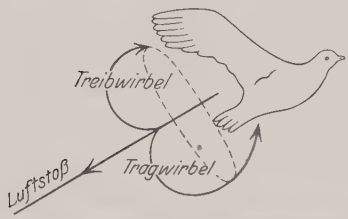


Abb. 169. Schema des sog. „Treibwirbels" und „Tragwirbels" beim Ruderfluge eines Vogels. (Nach A. Tschermak.)

An den Flügelbewegungen unterscheidet man einen *Flügelniederschlag* und einen *Flügelaufschlag*, ersterer dauert im allgemeinen etwa zwei Drittel der ganzen Zeit des Flügelschlages, letzterer nur ein Drittel. Das zeitliche Verhältnis Niederschlag : Aufschlag ist je nach Vogelart verschieden; vgl. dazu die Tabelle S. 342. Beim Niederschlage ist der Flügel im allgemeinen gestreckt und führt eine Bewegung von hinten oben nach vorne unten aus.

[1] Groebbels, Fr.: Ber. Physiol. **50**, 309 (1929); weitere Einzelheiten, sowie die weiter unten mitgeteilte Tabelle nebst den reproduzierten photographischen Kurven hat Groebbels freundlichst zur Verfügung gestellt.

[2] Mentz, R.: Naturwiss. Wschr. N. F. **17**, 578 (1918).

[3] Bei den technischen Motorflugzeugen wird durch die Bewegung des Schraubenpropellers — entsprechend dem „Treibwirbel" — der Vortrieb erzeugt, welcher erst sekundär als Gegenwirkung die Luftkräfte, vor allem den Auftrieb — entsprechend dem „Tragwirbel" — schafft.

Diese anscheinend paradoxe Bewegungsrichtung findet offenbar zwangsläufig statt, weil die windschief verdrehte, gewölbte Flügelfläche durch den Winddruck beim Niederschlag eine Deformation erfährt; die elastischen Schwungfedern des Flügelhinterrandes werden aufgedreht, das Profil wird flacher (selbsttätige Anpassung nach v. Parseval), und der Flügel gleitet mit der starren Vorderkante nach vorne aus; das läßt sich auch experimentell bestätigen[1]. Auch die Flügelspitze erfährt beim Niederschlag zumeist eine Aufbiegung. Am Ende des Niederschlages wird die Flügelspitze nach hinten abgebogen, der Aufschlag beginnt. Wie die Flügel beim Aufschlag gestellt sind, ist bis heute nicht völlig klar; sicher ist, daß dabei das Profil wieder eine seiner ursprünglichen ähnliche Form einnimmt. An Zeitlupenaufnahmen kann man sehen, daß beim Übergang von Niederschlag in Aufschlag die Handschwinge gegen den übrigen Flügel nach unten gebogen und herangeholt wird, wobei sie in leichte Supination gerät. Hierbei wird aber gleichzeitig der Flughautspanner etwas entspannt, die Flughaut gewölbt (Groebbels[2]). Aus den chronozyklographischen Kurven von Groebbels ist zu entnehmen, daß bei der Taube der Aufschlag der Handschwinge erst in dem Augenblicke beginnt, in welchem das Handgelenk bereits den höchsten Aufschlagspunkt erreicht hat, da seine Aufschlagsbewegung früher beginnt (vgl. Abb. 171). Hingegen wird die jalousienartige Wirkung der großen Schwungfedern von manchen Seiten angezweifelt. Groebbels[2] konnte jedenfalls im Einklange mit Abramowsky zeigen, daß Bekleben der Unterfläche des Flügels mit dünner Seide das Flugvermögen nicht beeinflußt. Groebbels hält es auch für unrichtig, daß der Flügelaufschlag als rein passiv angesehen wird. Vor allem wäre so das Vorhandensein und die verschiedene Ausbildung der Aufschlagmuskeln bei verschiedenen Vogelarten schwer verständlich. Unter *Schlagwinkel* versteht man den Winkel zwischen den extremsten Flügelstellungen beim Auf- und Niederschlag; der Schlagwinkel variiert bei den einzelnen Vogelarten, ist immer am größten beim Auffliegen (Werte bis über 90°), wird jedoch im Fluge wesentlich kleiner. Nach Marey beschreiben die Flügelspitzen beim Flügelschlag, den Vogel an Ort und Stelle schlagend gedacht, Achtertouren, beim Vorwärtsflug eigenartige, elliptische Wellenlinien (man denke sich eine Reihe umgekehrter geschriebener lateinischer e [ə] aneinandergestellt). Beim Niederschlag erfährt der Vogelkörper eine Hebung

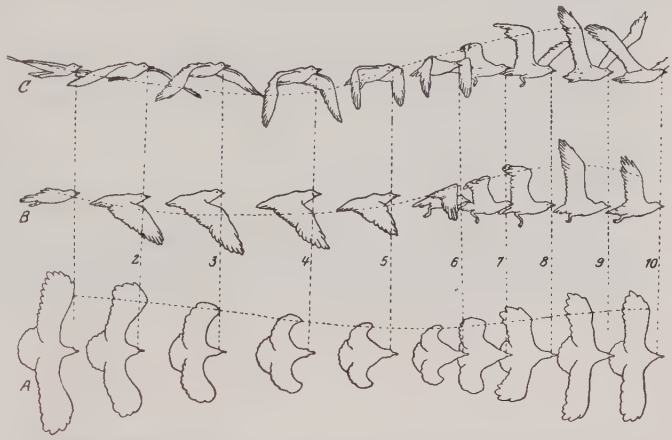


Abb. 170. Momentaufnahmen einer fliegenden Möwe in gleichen Zeitintervallen (1—10). A. von oben, B. von der Seite, C. schräg von vorne gesehen. Die Fluggeschwindigkeit des Vogels, ausgedrückt durch die Distanz je zweier vertikaler Geraden, wächst mit dem Flügelniederschlag und nimmt mit dem Flügelaufschlage wieder ab. (Nach Marey.)

[1] Dergleichen Experimente sind bereits bei Marey beschrieben. An einzelnen Federn zeigte das später S. Exner [Pflügers Arch. **114**, 109 (1906)], an Flügeln neuerdings H. Erhard [Naturwiss. **2**, 357 (1914)].

[2] Groebbels, Fr.: Naturwissensch. **18** (1930).

und eine Vergrößerung des Vortriebes, beim Aufschlagen eine geringfügige Senkung und Verzögerung, wie an den Mareyschen Kinematogrammen (Abb. 170) sicher zu unterscheiden ist. Das ist auch auf den chronozyklographischen Kurven von Groebbels zu erkennen. Aus diesen Flugkurven (vgl. Abb. 171) lassen sich

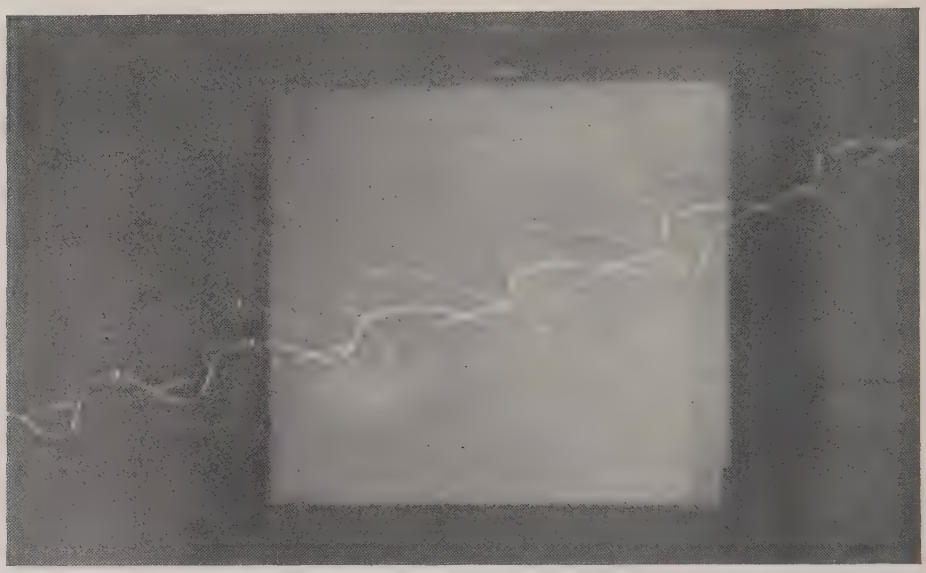


Abb. 171. Chronozyklographische Flugkurven einer Taube von 442 g mit einer Flügellänge von 33,3 cm. Lämpchen 1 ist am Handgelenke, 7,2 cm vom Flügelansatze entfernt, befestigt. Lämpchen 2 ist an der Handschwinge, 19,8 cm vom Flügelansatze entfernt, befestigt. (Nach Groebbels.)

übrigens noch Fluggeschwindigkeit, Schlagfrequenz, Dauer und Vortriebsstrecke beim Auf- und Niederschlage der Flügel berechnen. Eine Übersicht über diese Verhältnisse an verschiedenen Vögeln gibt die angeschlossene Tabelle von Groebbels.

Vogel	Lämpchenabstand in cm		Fluggeschwindigkeit in m/sk	Zahl der Flügelschläge pro sk	Dauer des Niederschlages in Proz. der Dauer des Aufschlages	Strecke der horizontalen Fortbewegung in cm		Horizontale Fortbewegungsstrecke im Niederschlage in Prozent der horizontalen Fortbewegungsstrecke beim Aufschlage
	vom Flügelansatz	Rücken–Bauch				im Niederschlag	im Aufschlag	
Taube 265 g . .	16	8	3,52	8	156	29,6	14,4	205
			3,44	8	158	28,8	14,2	202
			3,93	6,6	202	40	19,68	208
			3,90	6,6		41,6	17,6	236
Taube 442 g . .	Handgelenk = 7,2, Handschwinge = 19,8	9,8		8	150			119 224
Rabenkrähe 500 g	22,5	11,3	4,91	6	222	54,3	27,5	197
Star 80 g	7,3	7,9	5,18	15	130	18,95	15,55	122
Sperling 24 g . .	5,3			19	100			100

Besonders bemerkenswert ist die je nach Vogelart große Verschiedenheit des Verhältnisses Vortriebsstrecke beim Niederschlag : Vortriebsstrecke beim Aufschlag.

Auch die *Frequenz* der Flügelschläge ist je nach Vogelart sehr variabel; sie wird im allgemeinen um so größer, je kleiner der Vogel ist. Man fand Werte von 2—20 Flügelschlägen pro Sekunde, wobei aber die höheren Werte früher meist nur geschätzt wurden.

Vögel mit langen und schmalen Flügeln sind gegenüber solchen mit kurzen und breiten im Vorteil, denn bei gleicher Schlagzeit müssen sich naturgemäß die Spitzen der langen Flügel mit größerer Längengeschwindigkeit bewegen als die der kurzen Flügel, die einen kleineren Kreisbogen beschreiben. Nach solchen Gesichtspunkten kann man auch die Vögel als gute und schlechte Flieger charakterisieren, wobei auch die Flächenbelastung eine Rolle spielt; große Flächenbelastung wird bei Ruderfliegern im allgemeinen ein geringeres Flugvermögen zur Folge haben als kleine Flächenbelastung.

Alle Vögel fliegen relativ schnell. Bei Bestimmung der *Fluggeschwindigkeit* muß natürlich die Windstärke und Windrichtung relativ zur Flugbahn berücksichtigt werden. Die besten Bestimmungen machte Thienemann (s. F. v. Lucanus). Es wurden bei Krähen, Möwen, Falken und anderen Vögeln Eigengeschwindigkeiten von rund 10—20 m/sk gefunden. Sehr genau kann die Fluggeschwindigkeit mit der chronozyklographischen Methode von Groebbels bestimmt werden (vgl. dazu die Tabelle S. 342). Es ist dabei nur zu bedenken, daß diese Zahlen infolge der relativ kurzen Flugstrecke keine Maximalwerte bedeuten können, sondern nur eine Aussage über eine gewisse „Anfangsgeschwindigkeit" gestatten.

Die Fluggeschwindigkeit ist sehr bedeutsam für die Beurteilung der *Arbeitsleistung* beim Ruderfluge. Man weiß schon lange, daß Schlagfrequenz und Schlagwinkel der Flügel im vollen Fluge kleiner sind als beim Auffliegen, daß der Flug an der Stelle, der sog. *Rüttelflug*, einen größeren Kräfteverbrauch fordert und errechnete trotzdem oft ganz ungeheuerliche Arbeitswerte, die aus stoffwechselphysiologischen Gründen einfach unmöglich sind. Gildemeister[1] hat gezeigt, daß Vogelmuskeln bei einer Reizfrequenz von 8 pro Sekunde und einer angemessenen Belastung selbst nach 40 000 Zuckungen keine Ermüdung aufweisen, wohl aber nach frequenterer Reizung. Somit kommt den Flugmuskeln sicher eine große Leistungsfähigkeit zu. Eine Taube von 350 g wäre imstande, maximal 1,4 bis 2,9 kgm/sk zu leisten. Pütter[2] errechnete, auf diesen Feststellungen fußend, unter gewissen theoretischen Voraussetzungen die Grenzleistung einzelner Vogelarten in mkg/sk: Kolibri 9,057, Taube 0,70, Seeadler 4,14, Kondor 15,40. Wenn diese Werte nun auch durchwegs niedriger sind als die früheren und als Grenzwerte mit mehr oder weniger großen Fehlern behaftet anzusehen sind, so muß doch darauf hingewiesen werden, daß diese Werte im vollen Fluge wohl kaum erreicht werden; die tatsächlichen Leistungen werden *unter* diesen Werten weit zurückbleiben[3]. Dies einfach deshalb, weil auch der Vogel im Ruderfluge den

---

[1] Gildemeister, M.: Pflügers Arch. **135**, 366 (1910).

[2] Pütter, A.: Naturwiss. **2**, 710, 725 (1914). S. auch Popper-Lynkeus 1911.

[3] Gewisse Anhaltspunkte über die Arbeitsleistung beim Fluge lassen sich durch Beobachtung der *Steigerung* der *Lungenventilation* gewinnen. An den chronozyklographischen Kurven von Groebbels läßt sich nun beobachten, daß sich Rücken- und Bauchlämpchen beim Flügelaufschlage etwas nähern, während beim Niederschlage diese Lämpchen wieder auseinanderweichen (beobachtet an Taube und Krähe). Groebbels schließt aus diesem Verhalten, daß — im Gegensatze zu noch heute geltenden Anschauungen — diese Vögel synchron mit den Flügelbewegungen thorakale Atembewegungen ausführen, und zwar, daß beim Aufschlage eine Exspirationsbewegung, beim Niederschlage eine Inspirationsbewegung erfolgt. Auf diesen Ergebnissen fußend, rechnet nun Groebbels das Verhältnis der Zahl der Atemzüge in der Minute beim ruhigsitzenden Tiere zu der Zahl der Flügelschläge in der Minute, die nach obigem der Zahl der Atemzüge beim Fluge gleichkommt. Bei der Taube fand Groebbels dieses Verhältnis 1:13, bei der Krähe 1:14, beim Star und Sperling 1:12, also recht nahe aneinanderliegende Verhältniszahlen.

Wind nützt; man könnte dies anschaulicher darstellen, geradezu etwa paradox sagen: auch der Ruderflieger kann im Ruderfluge „segeln". So ähnlich drückte sich ja schon Lanchester aus. Aerodynamisch läßt sich freilich der äußerst komplizierten Verhältnisse halber vorläufig wenig aussagen.

Mit dem *Rüttelfluge*, d. i. mit dem Fluge am gleichen Orte unter Flügelschlägen, ist wohl eine erhebliche Arbeitsleistung verbunden; man sieht ihn darum wohl auch in der Regel nur kurze Zeit ausüben. Aber oft wird in geschickter Weise der Wind benützt, wie man es sehr schön an Möwen und Seeschwalben beim Fischfang beobachten kann. Diese Vögel stellen sich gerne gegen den Wind, so daß der Wind den Auftrieb leistet und die Flügelschläge nur dazu dienen, das Abtreiben zu verhindern. So ähnlich machen es auch viele Raubvögel im Rüttelfluge.

Der *Schwirrflug*, charakterisiert durch sehr frequente Flügelschläge, ist eine spezielle Eigenschaft der zierlichen Kolibriarten. Demoll ist geneigt, ihn in Analogie mit dem Insektenfluge zu setzen und bezeichnet ihn als Hubflug.

Der *Wellenflug*, auch Finkenflug genannt (Winter, Lanchester u. a.), ist einer Anzahl kleinerer Vogelarten (Meisen, Stelzen, Grasmücken, Finken usw.) eigen. Die Vögel beschreiben im Fluge eine wellenförmige Bahn; durch einige rasche und kräftige Flügelschläge erreichen sie eine relativ große Geschwindigkeit in aufsteigender Richtung, dann werden die Flügel angezogen und an den Leib angelegt, so daß der Vogel sanft nach abwärts gleitet. Noch vor Erreichen der Tiefe des Wellentales werden neue Flügelbewegungen gemacht, der Vogel steigt wieder, und so wiederholt sich das Spiel. Lanchester bezeichnet diesen Flug auch als hüpfenden oder springenden Flug. Die Gleitstrecke nennt er „Sprung" im Vergleich zu der Strecke des aktiven Fluges und findet ein Verhältnis dieser beiden von ungefähr 3 : 1. Der größte Vogel, den Lanchester diesen Flug ausüben sah, ist der Grünspecht.

Für sehr viele, speziell größere Vögel bedeutet das *Auffliegen* eine besondere Schwierigkeit; sie sind nicht imstande, sich vom Boden zu erheben, wenn ihnen nicht Gelegenheit gegeben ist, durch Anlaufen eine gewisse Geschwindigkeit zu erreichen. Sie erleichtern sich den Aufflug bzw. Abflug häufig dadurch, daß sie sich von Abhängen, Bäumen, Kaminen, Dachfirsten usw. herabstürzen und dadurch eine Geschwindigkeit erlangen. Das Auffliegen erfolgt gewöhnlich gegen den Wind. Man kann viele Raubvögel (Geier, Kondoren usw.) dadurch fangen, daß man sie in kleine umzäunte Gärtchen hineinlockt, aus denen sie nicht auffliegen können. Auch kleinere Vögel, die sich in einen engen Schacht verirrt haben, sind darin gefangen. Immerhin können manche Vögel, z. B. Enten, auch bei Windstille direkt auffliegen.

6. Der Vogelzug oder die Wanderungen der Vögel.

Über dieses umfangreiche und sehr interessante Problem kann hier nur ein äußerst spärlicher Abriß gegeben werden. Ausführliches findet sich mit Literaturangaben in den monographischen Darstellungen von F. v. Lucanus[1], H. Wachs[2] und E. Harnisch[3].

Abgesehen von zeitweisem Umherstreichen und regelmäßigen Ortsveränderungen gewisser Standvögel ziehen viele Vogelarten in gesetzmäßiger Weise im Herbst in wärmere Gegenden und kehren im Frühjahre wieder zurück. Über

[1] Lucanus, F. v.: Die Rätsel des Vogelfluges. 1923.
[2] Wachs, H.: Die Wanderungen der Vögel. Erg. Biol. **1**, 479—637 (1926).
[3] Harnisch, E.: Der Vogelzug im Lichte der modernen Forschung. Leipzig: Quelle & Meyer 1929.

die Ursachen dieser Erscheinungen sind eine große Anzahl von Meinungen schon seit alters geäußert worden, ohne daß man zu genügender Klarheit gekommen wäre. LUCANUS z. B. ist geneigt zu glauben, daß die Vögel automatisch einem Wandertriebe folgen, der ihnen auch gleichzeitig die Richtung vorschreibt. Die Richtung des Vogelzuges geht im allgemeinen von Ost nach West bzw. Süd-West, gelegentlich aber auch anders. In Europa kennt man aus Ringversuchen drei bzw. vier wichtige *Zugstraßen*, welche die großen Gebirgszüge (Alpen, Pyrenäen) gewöhnlich umgehen. Eine solche Zugstraße kann eine Breite von mehreren hundert Kilometern haben. Zwischen Wetter und Vogelzug bestehen gewisse Beziehungen, allgemeingültige Regeln ließen sich bisher jedoch nicht erfassen.

Über die *Höhe des Vogelzuges* wurden oft geradezu unsinnig hohe Zahlen (speziell von GAETKE) angegeben. F. v. LUCANUS' Experimente ergaben, daß die Sichtbarkeitsgrenze von Sperbern bei 850 m, Bussarden bei 1500 m, Lämmergeiern bei 2000 m Höhe vom Erdboden aus gesehen (an klaren Tagen!) erreicht ist, wodurch die Zahlen GAETKES unmöglich geworden sind. Der Vogelzug erfolgt in der Regel in Höhen unter 1000 m. Aus Fliegerbeobachtungen weiß man, daß in größeren Höhen nur ausnahmsweise Raubvögel (Falken, Bussarde, Adler usw.) anzutreffen sind. So große Höhen sind in der Regel nur Seglern erreichbar, Ruderfliegern bleiben sie verschlossen, weil dazu ihre Leistungsfähigkeit nicht ausreicht[1]. Die Vögel vermeiden für gewöhnlich außer Sehweite der Erde zu fliegen, über Wolkengruppen wurden von Fliegern nie Vögel gesehen. Es steht aber außer Zweifel, daß im Gebirge von Vögeln oft mehrere tausend Meter an absoluter Höhe erreicht werden. Es wurden Beobachtungen gemacht, daß manche Vogelarten im Himalaja in einer absoluten Höhe von 4000 m flogen, daß andere in Zentralasien das Karakorumgebirge überflogen. Die von A. v. HUMBOLDT in den Kordilleren beobachteten Kondore dürften auch Höhen von etwa 6000 m erreicht haben. Es müssen also offenbar von solchen Vögeln die so abnorm abweichenden Verhältnisse betreffs Luftdruck und Temperatur ertragen werden können.

Überaus hohe Zahlen wurden von GAETKE (z. B. betreffs des Blaukehlchens) über die *Wandergeschwindigkeiten* der Vögel angegeben, die selbst unter der Voraussetzung günstigen Windes undiskutabel sind. Selbstredend sind die Windverhältnisse von großem Einflusse; im Sturme gibt es keinen Vogelzug. Berücksichtigt man die von THIELEMANN an Sperbern, Möwen, Kreuzschnäbeln, Dohlen, Staren usw. festgestellten Eigengeschwindigkeiten der Vögel (40—85 km pro Stunde) und rechnet man noch mit möglichst günstigen Windverhältnissen, so verstehen sich sicher beobachtete tägliche Durchschnittsleistungen bei Störchen von 90—240 km ohne weiteres. Es muß aber dabei bemerkt werden, daß die Zuggeschwindigkeiten, wie sich ersehen läßt, keine „Höchstleistungen" bedeuten. Der Weg, den die Zugvögel bei ihren Wanderungen zurücklegen, kann sehr beträchtlich sein; nach WACHS legen unsere weißen Störche rund 10 000 km zurück. Nach COOK übertrifft die Polarseeschwalbe (Sterna paradisea) alle anderen Wanderer, sie durchmißt eine Entfernung von etwa 16 500 km.

Viele in Scharen fliegende Zugvögel (Kraniche, Reiher, Schwäne, Gänse usw.) zeigen eigenartige keilförmige *Fluganordnungen*. Der an der Spitze fliegende Vogel wird von Zeit zu Zeit abgelöst und ist in der Regel ein altes Tier; ihm folgen unmittelbar die jungen Tiere. Man hat versucht, das damit in Zusammenhang zu bringen, daß die hinter dem Spitzenvogel fliegenden Tiere günstigere Flugbedingungen haben sollen.

---

[1] Siehe A. PÜTTER: Naturwiss. **2**, 710, 725 (1914).

IV. Fliegende Säuger.

1. Gleitflieger.

Unter den Säugern gibt es eine Anzahl, die sich durch den Besitz eines eigenartigen *Fallschirmes* auszeichnen, der durch Hautfalten gebildet wird, die sich zwischen den Vorder- und Hinterbeinen ausspannen lassen. Diese Tiere sind zumeist ausgezeichnete Kletterer, die Bäume mit Leichtigkeit erklimmen, um sich dann vom Gipfel herabzustürzen und vermöge ihrer Flughaut einen Gleitflug auszuführen. Hierher gehören die Springmäuse, die Flughörnchen (Sciuropterus, Pteromys), die Gleitflüge bis zu 30 m ausführen können, während man den fliegenden Maki (Flattermaki, Galeopithecus) schon 70 m zurücklegen sah (Zschokke). In Australien leben noch die kleinen Acrobates und die Beutelflughörnchen (Petaurus), denen gleichfalls ein Gleitflugvermögen zukommt. Viele dieser Tiere sollen auch während des Gleitens ein gewisses Steuervermögen besitzen.

2. Flatterflieger, Fledermäuse.

Ein wirkliches Flugvermögen unter den Säugern besitzen nur die Chiropteren (Fledermäuse).

Ihr Körperbau gleicht in mancher Beziehung dem der Vögel und zeigt eine weitgehende Anpassung an den Flug. Der Brustkorb hat infolge Verknöcherung der Sternokostalknorpel eine große Festigkeit, das Sternum trägt eine Krista zum Ansatz der starken Flugmuskulatur, der Schultergürtel ist stark entwickelt. Die vordere Extremität ist im Vergleich zur hinteren durch einen langen Ober- und Unterarm ausgezeichnet, an welchen sich die ganz besonders langen Finger (2—5) anschließen. Einzig der mit einer Kralle versehene Daumen ist kurz. Die glatte *Flughaut* (Patagium) füllt, vom Hinterhaupt zum Handgelenk ziehend, den Winkel zwischen Ober- und Unterarm, spannt sich dann zwischen den Fingern (nur der Daumen bleibt frei) aus und reicht, vom kleinen Finger an der Körperseite ziehend, bis zum Unterschenkel; vielfach existiert auch noch ein Uropatagium zwischen den hinteren Extremitäten, von dem oft langen Schwanze gestützt. Es gibt Fledermäuse mit langen und schmalen Flughäuten, andere mit kurzen und breiten. Die Flugmuskeln sind im allgemeinen relativ schwach.

Über den *Mechanismus des Chiropterenfluges* ist wenig bekannt. Die Flügelschläge sind sehr rasch, der Flug hat einen eigentümlich flatternden, unsteten Charakter. Die Kurzflügler fliegen unbeholfen und ermüden relativ rasch, während die Langflügler zum Teil ganz ausgezeichnet fliegen können, ja sogar segeln können sollen (fliegender Hund). Ähnlich wie bei den Vögeln spielt also auch hier die Profilform eine Rolle. Das Patagium zeigt während des Fluges infolge seiner eigenartigen Anheftungsweise auch eine Hohlform, die aber bei Nieder- und Aufschlag sehr starke Veränderungen erfährt. Die Fledermäuse sind nicht fähig, vom ebenen Boden aufzufliegen; sie kriechen und klettern immer nach einer abschüssigen oder erhöhten Stelle, um dann, sich fallen lassend, abfliegen zu können.

Keineswegs ist aber die Geschicklichkeit der Fledermäuse zu übersehen; sie sind imstande, sehr rasche Wendungen und Drehungen auszuführen und eine beträchtliche Geschwindigkeit zu erreichen. Wenn auch eine große Zahl von Fledermäusen keine andauernden Flieger zu sein scheint, so können doch beispielsweise die Flughunde der Tropen große Strecken in einem Tempo zurücklegen[1]. Viele Fledermausarten zeigen auch, ähnlich den Vögeln, im Herbst und Frühjahr einen Wandertrieb; oft wurden Fledermäuse, Scharen von Zugvögeln begleitend, auf ihrem Wanderflug angetroffen. Alles das deutet darauf hin, daß das Leistungsvermögen der Chiropteren durchaus nicht unterschätzt werden darf.

---

[1] Nach Zschokke wurde ein Flughund auf offenem Meere ca. 100 Meilen vom Festlande entfernt auf einem Dampfer gefangen.

V. Sogenannte fliegende Fische, Amphibien, Reptilien.

Zu den *fliegenden Fischen* gehören von den Triglidae Dactylopterus volitans (Flughahn) und von den Scombresocidae Exocoetus exiliens (Flughecht). AHLBORN[1] hat in einer umfassenden Studie Genaueres über den Bau dieser Tiere, speziell der Flossen, niedergelegt und das Problem von verschiedenen Seiten beleuchtet. Die Haupteigentümlichkeit der fliegenden Fische besteht in einer besonderen Entwicklung der Brustflossen, bei manchen Arten auch der Bauchflossen. Diese Flossen können, versteift durch starke Flossenstrahlen, gespreizt werden und bilden so Flügel mit gekrümmten Profilen und vornüber geneigter, bei Exocoetus noch verdickter Vorderkante. Das Profil ist sonach als besonders geeignet anzusprechen (Abb. 172). Es besteht heute kein Zweifel, daß der Flug dieser Fische als *eine Art Segelflug* oder Gleitflug anzusprechen ist. Sie erreichen im Wasser durch ihre kräftige Schwanzflosse eine relativ beträchtliche Geschwindigkeit und schnellen dann aus dem Wasser mit ausgebreiteten Flossen gegen den Wind empor. Bei Windstille führt der Gleitflug nur wenige Meter weit (O. LILIENTHAL). Bei geeignetem Winde kann der dadurch verlängerte Sprung bis zu mehreren hundert Metern führen (AHLBORN, SEITZ[2], O. LILIENTHAL). Befindet sich der Fisch in absteigender Bahn, so kann man ihn dann wieder eine Art Wellenflug ausführen sehen, wenn er über Wellen dahingleitet. Dies hängt zweifellos mit den Windschwankungen an Wellen über der Wasseroberfläche zusammen. Schließlich tauchen die Fische im Wasser ein, man sieht sie aber oft bald wieder herausschießen. Die erreichte Flughöhe kann unter Umständen 5—6 m betragen; besonders nachts fliegen die Tiere oft, offenbar durch das Licht angelockt, an Bord der Schiffe, wo sie dann, irgendwo anstoßend, niederfallen. O. LILIENTHAL sah auch, daß Exocoetus im Fluge seinen Schwanz als Steuer benützen und dadurch recht scharfe Wendungen ausführen kann.

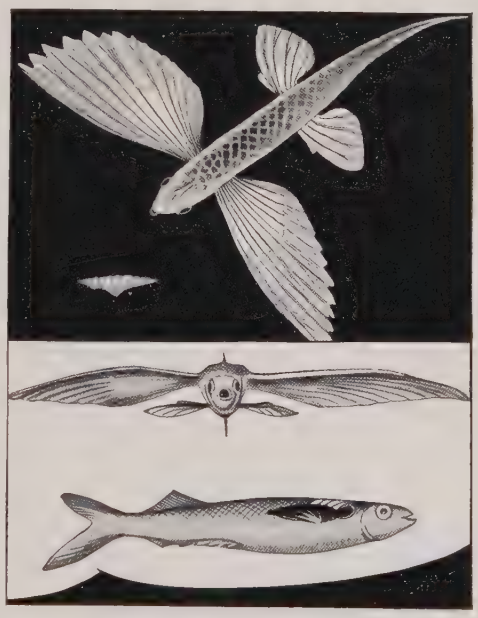


Abb. 172. Fliegender Fisch (Exocoetus exiliens) nach der Natur gezeichnet. (Nach G. LILIENTHAL.)

Nun bemerkt man bei diesen Fischen im Fluge eigenartige schwirrende Bewegungen der Flügelflossen, die den Eindruck von Schüttelbewegungen der ganzen Flossen und Zitterbewegungen des hinteren Randes machen. Dadurch sahen sich eine Reihe von Autoren, z. B. SEITZ, ursprünglich auch AHLBORN u. a., veranlaßt, diesen eine Bedeutung für den Flug beizumessen. Dagegen hat MÖBIUS[3] gezeigt, daß diese Fische infolge des Baues von Flossen und Muskeln für einen Ruderflug ungeeignet sind. Nach DAHL[4] machen aufgehängte oder in die Luft

[1] AHLBORN, FR.: Der Flug der Fische. Hamburg 1895.
[2] SEITZ, A.: Zool. Jb., Abt. Syst. **5**, 361 (1890).
[3] MÖBIUS, K.: Arch. f. Physiol. **1889**, 348 — Z. wiss. Zool. Suppl.-Bd. **30**, 343 (1878).
[4] DAHL, FR.: Zool. Jb. **5**, 679 (1890).

geworfene Flugfische auch nicht einmal den Versuch, Flatterbewegungen auszuführen. Seitz will allerdings auch dann Flossenbewegungen bis zu 30 pro Sekunde gesehen haben. Die Zitterbewegungen des Flossenhinterrandes dürften sicher rein passiv durch die Luftwirbel beim Fluge bedingt sein. Die schwirrenden Bewegungen der Flügelflossen bringt O. Lilienthal damit in Zusammenhang, daß sie zum Abspritzen des Wassers dienen. Man wird jedenfalls nicht fehlgehen, wenn man mit Möbius, Ahlborn, Dahl, R. du BoisReymond, O. Lilienthal, Plate diesen Dingen keine bestimmende Bedeutung für den Sprungflug der Flugfische beilegt.

Unter den *Amphibien* gibt es eine Froschart (Racophorus oder Polypedates Reinwardtii), die von Wallace auf Borneo gefunden und von Siedlecki[1] genau beobachtet und beschrieben wurde. Dieser „Flugfrosch" hat sog. „Flughäute" (Schwimmhäute) an den vorderen und hinteren Extremitäten und zeichnet sich dadurch aus, daß er besonders weite Sprünge, bis zu 2 m, auszuführen imstande ist, also etwa 20mal so weit, als seiner Körperlänge entspricht. Beim Sprunge nimmt dieser Frosch eine eigenartige „Schwebestellung" ein; der ganze Körper wird durch Aufblähung der großen Lungensäcke möglichst breit gemacht, Finger und Zehen werden auseinandergespreizt, so daß die Schwimmhäute soweit als mög-

Abb. 173. Dracheneidechse (Draco volans). (Nach G. Lilienthal.)

lich ausgebreitet werden. Der Bogen, den der Frosch bei seinen Sprüngen beschreibt, ist relativ flach, etwa maximal 20 cm hoch. Beim Abspringen von Bäumen wird die Schwebestellung ebenfalls eingenommen, und der Frosch gleitet deshalb sanft in flacher Bahn zu Boden. Die Flughäute werden nach Siedlecki in gewölbter Stellung gehalten. Es ist klar, daß es sich bei diesen Tieren nicht um einen eigentlichen Flug handelt, sondern daß man infolge dieser Schwebevorrichtungen nur einen protrahierten Sprung bzw. einen Gleitflug vor sich hat.

Eine typische Fallschirmeinrichtung bzw. Gleitflugvorrichtung besitzt auch ein Reptil[2] Sumatras, der *fliegende Drache*, Draco volans (Abb. 173). Dieses Tier hat beiderseits je sechs über den Leib hinausragende Rippen, zwischen denen eine Flughaut ausgebreitet ist. Geeignete Muskeln können diese Flughaut an den Leib anlegen oder auch rechtwinklig abspreizen. Bei ausgespannter Flughaut sind diese kleinen leichten Tierchen imstande, Sprünge von Baum zu Baum, bis zu einer Entfernung von 5—10 m, zu machen, speziell unterstützt dadurch, daß sie sich durch Aufnahme beträchtlicher Luftmengen zu einer Art länglichem flachen Ballon auftreiben. Ähnliches gilt vom fliegenden Gecko (Ptychozoon).

[1] Siedlecki: Biol. Zbl. **29**, 714 (1909).
[2] Siehe K. Denninger: Naturwiss. Wschr., N. F. **9**, 20 (1910).

Der Flug der Insekten.

Von

W. v. Buddenbrock

Kiel.

Mit 10 Abbildungen.

Zusammenfassende Darstellungen.

Bellesme, Jousset de: Des conditions de la locomotion aérienne chez les insectes. C. r. Acad. Sci. Paris **178** (1924). — Buddenbrock, W. v.: Die vermutliche Lösung der Halterenfrage. Pflügers Arch. **175** (1919) — Demoll, R.: Der Flug der Insekten und der Vögel. G. Fischer 1918. — Hannes, F.: Bienenflugton und Flügelschlagzahl. Biol. Zbl. **46** (1926). — Lepiney, J. de: Sur le comportement de Schistocerca gregaria. Rev. path. veg. et d'entom. agr. **15** (1928). — Lutz, Fr. E.: Wind and the direction of animal insect flight. Amer. Mus. Nov. Nr 291 (1927). — Marey, U.: La locomotion animale. Traité de physique biologique. Paris 1901. — Mercier, L.: Apterina pedestris. Les muscles du vol chez certains Diptères à ailes rudimentaires ou nulles. C. r. Acad. Sci. Paris **172** — Geomyza sabulosa, microdiptère à ailes réduites. C. r. Acad. Sci. Paris **179**, 3 (1924) — Pieron, H.: De la loi, qui relie la surface des ailes au poids. Ebenda **184** (1927). — Portier, P. et Mlle. de Rorthays: Recherches sur la charge supportée par les ailes des lepidoptères de diverses familles. Ebenda **183** (1926). — Prochnow, O.: Die Mechanik des Insektenfluges. Handb. d. Entomologie **1**, Kap. 9 (1924) — Die Verfahren zur Erforschung des Tierfluges. Handb. d. biol. Arbeitsmeth., Abt. 9, Tl. 4, Lfg. 199. — Rueschkamp, P. F.: Der Flugapparat der Käfer. Zoologica **28**, H. 75, 3 (1927). — Stellwaag, F.: Bau und Mechanik des Flugapparates der Biene. Z. Zool. **1910** — Der Flugapparat der Lamellicornier. Ebenda **1914**, 108 — Wie steuern die Insekten während des Fluges? Biol. Zbl. **36** (1916). — Teodoro, G.: L'apparato di uncinamento fra elitre ed ali negli eterotteri. Redia **16**, 4 (1925). — Uexkuell, v.: Die Flügelbewegungen des Kohlweißlings. Pflügers Arch. **202** (1924). — Voss, F.: Vergleichende Untersuchungen über die Flugwerkzeuge der Insekten. Verh. dtsch. zool. Ges. 1914.

Ein ausführliches Verzeichnis der älteren Literatur findet sich bei Demoll und bei Prochnow.

Anatomische und biologische Vorbemerkungen.

Die Insekten sind die einzigen unter den wirbellosen Tieren, die des Fliegens fähig sind. Abgesehen von den flügellosen Urinsekten (Apterygoten) können die Vertreter sämtlicher Abteilungen dieser reichgegliederten Tierklasse fliegen. Die Ausnahmen, wie gewisse flügellose Käfer, Schmetterlinge, Wanzen, Fliegen, Flöhe, Läuse usw., sind durch Rückbildung der Flügel von geflügelten Vorfahren abzuleiten. Dieser Schwund der Flügel hängt in meist leicht zu erkennender Weise mit der Biologie der Tiere zusammen. Sehr viele Parasiten, die dauernd im Fell oder zwischen den Federn ihrer Wirtstiere leben, haben die Flügel verloren, ferner die Bewohner mancher besonders stürmischer ozeanischer Inseln. Bei vielen polymorphen Insekten, wie Ameisen, Termiten, Blattläusen sind nur die Geschlechtstiere geflügelt, während die ungeschlechtlichen Arbeiter bzw. die sich parthenogenetisch fortpflanzenden Weibchen der Flügel entbehren.

Die Flügellosigkeit hängt hier offenbar damit zusammen, daß die betreffenden Tiere entweder einen großen Teil ihres Lebens unter der Erde oder auf ihrer Wirtspflanze verbringen. Bei vielen Käfern scheint veränderte Gewohnheit zur Verkümmerung der Flügel geführt zu haben. Es gibt in dieser Gruppe zahlreiche Arten, die an sich gut entwickelte Flügel besitzen, sie aber so gut wie nie oder überhaupt nicht benutzen. Von derartigen Arten lassen sich dann wohl die mit verkümmerten Flügeln ableiten. Bei den Laufkäfern findet man bei ein und derselben Art Individuen mit gut entwickelten und solche mit stark reduzierten Flügeln.

Auf welche Weise die Flügellosigkeit vererbungsmäßig zustande gekommen ist, wissen wir noch nicht. Die Fliege *Geomyza sabulosa* besitzt trotz rudimentärer Flügel eine vollkommen entwickelte Flügelmuskulatur. Dies erinnert an gewisse Drosophilarassen, bei denen die Flügellosigkeit durch Mutation entsteht. Andere, wie die Fliege *Apterina pedestris*, zeigen, Hand in Hand mit dem Schwinden der Flügel, auch einen Verlust der Flugmuskeln (Mercier).

Die meisten fliegenden Insekten besitzen vier Flügel; nur die Fliegen und die Strepsipteren sind zweiflügelig. Bei den ersten sind die Hinterflügel zu den sog. Halteren umgewandelt, bei den letzten fehlen die Vorderflügel. Bei den primitiveren Insekten, wie den Libellen, Orthopteren, Termiten, Neuropteren und anderen bewegen sich die Vorder- und Hinterflügel voneinander unabhängig. Diese Tiere sind also auch physiologisch als vierflügelig zu betrachten. Auch die Tagschmetterlinge verhalten sich ähnlich. Bei den Hymenopteren, vielen Lepidopteren, den Trichopteren, Zikaden u. a. bilden dagegen Vorder- und Hinterflügel eine physiologische Einheit. Sie werden synchron bewegt und sind mechanisch aneinander befestigt. Es geschieht dies bei den einzelnen Gruppen in verschiedener Weise. Bei den Trichopteren, den Sesien und den Zikaden greifen der Hinterrand der Vorderflügel und der Vorderrand der Hinterflügel über die ganze Länge falzartig ineinander. Bei den Nachtschmetterlingen trägt der Unterflügel auf seiner Unterseite eine oder mehrere steife Borsten, die über den Hinterrand des Vorderflügels vorragen und hier durch besondere Härchen festgehalten werden. Bei den Hymenopteren und den Blattläusen besitzt der Hinterflügel zahlreiche, in einer Reihe stehende Häkchen, die am Hinterrand des Vorderflügels angreifen. Alle diese Insekten sind daher physiologisch als zweiflügelig zu betrachten, obgleich sie vier Flügel besitzen. Als physiologisch zweiflügelig sind wahrscheinlich auch die Käfer anzusehen. Die Deckflügel oder Elytren sind wahrscheinlich nur Schutzorgane, für den in der Regel weichhäutigen Hinterleib, auch werden unter ihnen die zarten Hinterflügel zusammengefaltet und verborgen. Für den Flug selbst sind sie, wie es scheint, bedeutungslos. Demoll wies nach, daß Maikäfer nach Abtragen der Elytren sogar schneller fliegen als sonst. Gegen ihre Funktion — etwa als Tragfläche wie bei einem Aeroplan — spricht auch die Tatsache, daß es zahlreiche gutfliegende Käfer mit reduzierten Elytren gibt, wie die Staphyliniden; oder solche, die die Elytren während des Fluges geschlossen halten, wie *Cetonia*. Nur die ausgewachsenen, geschlechtsreifen Insekten sind flugfähig. Die Insektenlarven haben entweder überhaupt keine Flügel, wie die Schmetterlingsraupen oder die Fliegenlarven (holometabole Entwicklung), oder die Flügel wachsen ihnen von Häutung zu Häutung mehr hervor, so daß erst das geschlechtsreife Tier sie gebrauchen kann (hemimetabole Entwicklung). Nur bei den Eintagsfliegen existiert in Gestalt der sog. Subimago ein flugfähiges, aber noch nicht geschlechtsreifes Entwicklungsstadium.

Die Form der Insektenflügel ist außerordentlich mannigfaltig. Durch Beobachtung sicherzustellen ist die Tatsache, daß die besonders guten Flieger: die

Schwärmer unter den Schmetterlingen, die Libellen, die Fliegen sehr lange und schmale Flügel besitzen. Langsam und ungeschickt fliegende dagegen, wie die Mehrzahl der Tagfalter, haben kurze und breite Flügel. Genau die gleiche Abhängigkeit ist bekanntlich auch bei den Vögeln zu beobachten. Bei manchen sehr kleinen Insekten ist überhaupt keine einheitliche Flügelfläche vorhanden, sondern es zerfällt derselbe in eine Reihe schmaler Fiederchen, die nur an der Wurzel zusammenhängen.

Hinsichtlich der Anordnung der Muskeln, welche zur Bewegung der Flügel dienen, lassen sich bei den Insekten zwei sehr verschiedene Typen unterscheiden, solche mit direkten und solche mit indirekten Flugmuskeln.

Die direkten Flugmuskeln sind bei den Libellen zu finden; sie stellen wahrscheinlich den phylogenetisch älteren, primitiveren Typus dar. Sie stellen eine unmittelbare Verbindung dar zwischen dem Rumpf und der Flügelbasis, sind also in der gleichen Weise angeordnet wie die Muskeln der sonstigen Extremitäten. Man kann im Thorax einer Libelle eine ganze Reihe funktionell verschiedener Flugmuskeln unterscheiden, die als Pronatoren, Abductoren, Flexoren, Supinatoren und Tensoren bezeichnet werden. Sie sind in der Regel für Vorder- und Hinterflügel gleich ausgebildet.

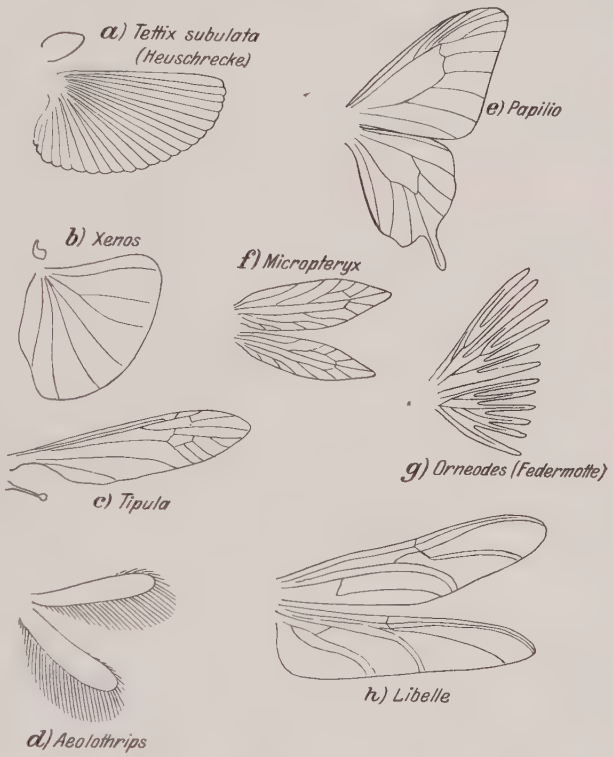


Abb. 174. Flügelform verschiedener Insekten. (Aus SCHROEDER: Handbuch der Entomologie 1.)

Bei den anderen Insekten besitzen die direkten Flugmuskeln nur eine untergeordnete Bedeutung. Sie dienen in erster Linie dazu, den Flügel aus seiner Ruhelage in die Fluglage zu bringen, ferner sind sie wahrscheinlich beim Steuern tätig, indessen ist dies noch nicht näher erforscht. Die eigentliche Flugarbeit wird dagegen durch die indirekten Flugmuskeln geleistet. Ihre Eigentümlichkeit liegt darin, daß sie zum Flügel selbst in gar keine nähere Beziehung treten; sie durchziehen vielmehr als zwei große antagonistische Muskelbündel: die Vertikal- und die Längsmuskeln, den Thorax und deformieren bei ihrer Kontraktion die Chitinkapsel desselben (s. Abb. 175). Der Flügel selbst trägt an seiner Basis das sog. Flügelgelenk, das aus stark chitinisierten, sehr kompliziert gebauten Stücken besteht. Einige dieser Teile, vor allem der sog. Wurzelstift, artikulieren nun mit entsprechenden Teilen des Thoraxskeletts und bilden mit ihnen eine Art von Hebel, durch welchen eine ausgiebige Bewegung des Flügels erzielt wird. Es wird also bei diesem Mechanismus die

sehr geringe, aber mit sehr großer Kraft ausgeführte Bewegung des Thorax umgewandelt in die sehr große, aber mit weit geringerer Kraft vollführte Flügelbewegung.

Genau wie bei den Vögeln kann man auch bei den Insekten einen Segelflug unterscheiden, bei dem sich das Tier ohne Ausführung eigener Flügelbewegungen passiv von der Luft tragen läßt, und einen Hubflug, der auf aktiven Flügelschlägen beruht. Bei den Insekten ist der Segelflug aber noch bedeutend seltener als bei den Vögeln und wohl nur bei den großflügeligen Tagfaltern zu finden. Unter den deutschen Faltern sind die Nymphaliden: Eisvogel und Schillerfalter, sowie der zu den Papilioniden gehörige Segelfalter besonders zu dieser Flugleistung befähigt.

Die weitaus überwiegende Mehrzahl aller Insekten bedient sich ausschließlich des Hubfluges, der vor dem der Vögel durch die zum Teil außerordentlich hohen Frequenzen sich auszeichnet.

Von diesem Hubflug wird in den folgenden Zeilen allein die Rede sein.

Die Lage des Schwerpunktes.

Das Insekt, das durch die Kraft seiner Flügel gehoben und vorwärtsgetrieben wird, ist gewissermaßen an seiner Flügelbasis in der Luft aufgehängt. Außer dieser Kraft $A + V$ wirkt auf das fliegende Tier die im Schwerpunkt konzentriert zu denkende Schwerkraft S. Der Schwerpunkt liegt bei den Libellen unmittelbar unter der Ansatzstelle der Flügel. Hieraus resultiert die beinahe vollkommen wagerechte Lage dieser Tiere in der Luft. Ein Drehmoment, welches bestrebt wäre, das Tier in irgendeine andere Lage zu bringen, tritt nicht auf. Bei allen übrigen Insekten liegt der Schwerpunkt, zum Teil um ein beträchtliches, hinter dem Flügelansatz (s. Abb. 176). Hier also ist ein Drehmoment gegeben, welches bestrebt ist, den Körper aus der wagerechten Lage in eine solche zu bringen, bei der der Schwerpunkt die tiefstmögliche Lage einnimmt. Dementsprechend ist die Fluglage des Körpers stets eine schräge. Der Schwerkraft tritt eine dritte Kraft entgegen, die sich aus dem Luftwiderstande ergibt, welche die schräg nach unten hängende Bauchfläche beim Durchschneiden der Luft zu überwinden hat. Diese Kraft, die wir ohne großen Fehler auch im Schwerpunkte angreifend denken können, ist keine Konstante, sondern abhängig von der Geschwindigkeit des Fluges, mit welcher sie wächst. Hieraus ergibt sich die Einsicht, daß ein solches Insekt um so steiler fliegen wird, je langsamer es sich bewegt. Am deutlichsten zeigen dies die großen, schwerfällig fliegenden Käfer, wie die Hirschkäfer, deren Körper im Fluge beinahe senkrecht steht. Auch die dickleibigen Weibchen der großen Spinner bieten im Fluge ein ähnliches Bild dar.

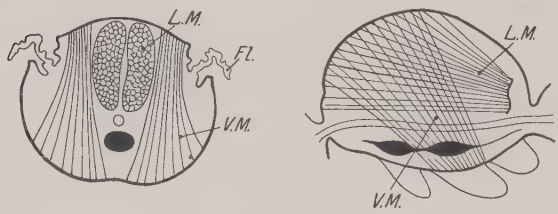


Abb. 175. Thorax einer Biene *a*) im Querschnitt, *b*) im Längsschnitt. *L.M* Längsmuskel, *V.M.* Vertikalmuskel, *Fl.* Flügelbasis. (Nach Stellwaag 1910, schematisch verändert.)

Die Lage des Schwerpunktes ist natürlich nicht streng fixiert. Sie wechselt mit der Füllung des Darmes und der Gonaden. Außerdem sind mindestens viele Insekten, die ein bewegliches Abdomen besitzen, imstande, durch Krümmung desselben den Schwerpunkt des Hinterleibes nicht unwesentlich zu verlagern.

Die Frequenz des Flügelschlages ist bei den einzelnen Insekten außerordentlich verschieden. Die Grenzwerte sind etwa 7 pro Sekunde und 300. Es finden

sich daher bei dieser Tiergruppe alle Übergänge von einem langsamen, flatternden Flug und einem Schwirrflug von äußerster Schnelligkeit der Einzelbewegung. Die folgende Tabelle (nach Voss) möge dies erläutern:

Insektenklasse	Art	Frequenz p. sec
Lepidopteren	Pieris brassicae	9
	Lycaena argiolus	11
	Acidalia spec.	32
	Macroglossa stellatarum	72
Coleopteren	Rhagonycha melanura	69—87
	Coccinella bipunctata	75—91
Hymenopteren	Apis mellifica	180—200
	Bombus spec.	240
Dipteren	Culex spec.	295
	Musca domestica	200

Die Frequenz F steht in einer leichtverständlichen Beziehung zu einigen anderen Faktoren. Zunächst zur relativen Größe des Flügels. Je größer die Flügel im Verhältnis zum Leibe sind, desto wirksamer ist naturgemäß der einzelne Flügelschlag, mit einer um so geringeren Frequenz wird sich das Tier daher in der Luft halten können. Dividiert man die Flügelfläche oder besser die Gesamttragflächen des Körpers Fl durch das Körpergewicht G, so erhält man $S = Fl/G$, d. h. die Tragfläche pro Gewichtseinheit oder die Schwebefähigkeit des Organismus. Es ist nun leicht verständlich, daß dieser Faktor umgekehrt proportional der Frequenz des Flügelschlages ist, so daß das Produkt beider stets ungefähr die gleiche Größenordnung zeigt (s. auch Abb. 177).

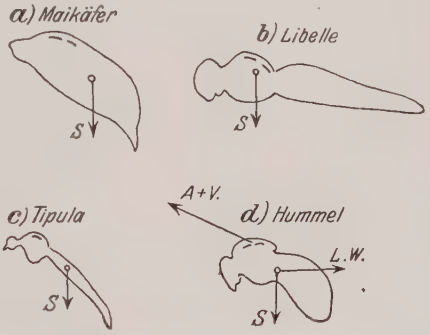


Abb. 176. Seitlicher Schattenriß verschiedener Insekten. (Die Flügelbasis ist durch zwei Striche markiert, der Schwerpunkt S durch einen Kreis. Zu Abb. *d)*: $A + V$ Auftrieb und Vortrieb, S Schwerkraft, $L.W.$ Luftwiderstand. (In Anlehnung an DEMOLL.)

	Frequenz	$S = Fl/G$	$Fr \times Fl/G$
Bombus	240	10	2400
Vespa	110	17,4	1910
Coccinella	90	30	2700
Agrion	29	68	1972
Pieris	9	158	1422

Die Frequenz des Flügelschlages steht ferner in einer sehr merkwürdigen Abhängigkeit von der absoluten Körpergröße. Vergleicht man Insekten, die miteinander ungefähr geometrisch ähnlich sind, so ergibt sich, daß die Frequenz um so höher ist, je kleiner das Tier ist.

Protoparce convol vuli	10—40
Macroglossa stellatarum	72
Apis mellifica	200
Culex pipiens	300

Da außerdem die größeren der genannten Tiere bedeutend schneller fliegen als die kleinen, so ergibt sich, daß eine zu geringe Körpergröße für den Flug in irgendeinem Sinne unökonomisch sein muß. Näheres ist hierüber aber nicht bekannt.

Die Frequenz des Flügelschlages ist in den älteren Arbeiten gewöhnlich mit Hilfe des Kymographen ermittelt worden; später hat man zur genaueren Feststellung auch den Kinematographen benutzt; endlich läßt sich der Flugton zur Bestimmung der Frequenz benutzen. Die rein subjektive Ermittlung der Höhe des Flugtones ist sehr schwierig und setzt ein recht geübtes Ohr voraus. Nach den Beobachtungen von Hannes und von Prell, die sich mit diesem Problem näher beschäftigt haben, besitzt der Flugton der Honigbiene zwei Grundtöne, die um eine Oktave voneinander entfernt sind. Über die Entstehung des Flugtones sind die Ansichten noch geteilt. Hannes nimmt an, daß bei jedem Flügelschlag zwei getrennte Druckwellen zu unserem Ohre gelangen. Der höhere Flugton der Biene, der eine Schwingungszahl von 440 pro Sekunde ergibt, führt also zur Annahme einer Schlagfrequenz von 220, was mit den sonstigen Erfahrungen bestens übereinstimmt.

Die Frequenz des Flügelschlages ist in deutlicher Weise abhängig von der Belastung; sie nimmt bei steigender Belastung ab, bei fallender zu. Es läßt sich dies im Experiment sehr leicht derart nachweisen, daß man dem am Fixiergestell fliegenden Insekt die Flügel entweder stutzt, die Belastung also verringert, oder sie durch Aufkleben kleiner Papierstückchen beschwert. Die jeweils sich ergebende Frequenz wird am Kymographen aufgezeichnet. Bei *Tipula* verhält sich die Frequenz des normalen, ungestutzten Flügels von 22 mm Länge zu der des Flügelstummels von 10 bzw. 5 mm Länge wie 9 zu 12 zu 20 (v. Buddenbrock). Von besonderem Interesse ist es, daß sich die Frequenzerhöhung erst nach beiderseitiger Verkürzung der Flügel zeigt. Stutzt man einer Fliege nur den rechten Flügel, so bleibt die Frequenz unverändert die gleiche wie vorher (Roch). Die Frequenzerhöhung ist also offenbar nicht die einfache mechanische Folge der geringeren Belastung, denn eine solche ist ohne Zweifel auch beim einseitig gestutzten Flügel vorhanden. Die Veränderung der Frequenz ist vielmehr augenscheinlich nervös bedingt, und zwar gibt die stärker belastete Seite den Ausschlag.

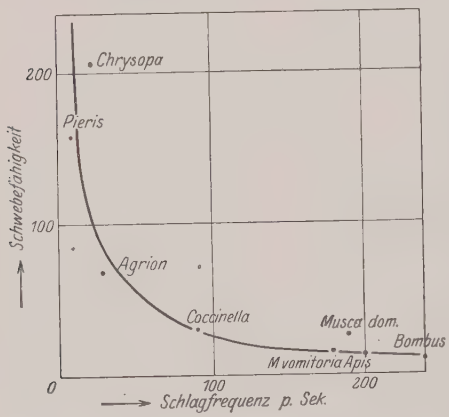


Abb. 177. Beziehung zwischen Frequenz und Schwebefähigkeit verschiedener Insekten.

Der Druck, welchem der Insektenflügel infolge der Belastung durch das Körpergewicht ausgesetzt ist, liegt bedeutend unter den Werten, die sich für die Vögel oder gar die Flugmaschinen berechnen lassen. Am relativ größten ist er natürlich bei den kleinflügeligen Schwirrfliegern, am allergeringsten bei den großflügeligen Tagfaltern.

Art	Gewicht g	Fl.-Oberfl. qcm	Druck p. qm kg
Vanessa atalanta	0,22	16,00	0,14
Arg. lathonia	0,1	8,1	0,12
Pieris brassicae	0,18	18,6	0,096
Las. quercus ♂	0,271	11,09	0,249
Las. quercus ♀	0,881	13,29	0,663
Gastr. quercifolia ♀	2,9	26,64	1,089
Macroglossa stallatarum	0,5	4,7	1,06
Sphinx ligustri ♀	2,5	20,0	1,25
Aeschna grandis	0,85	21,06	0,4
Xylocopa violacea	0,8	2,6	3,077

Interessant ist der außerordentliche Unterschied zwischen den beiden Geschlechtern bei Arten mit starkem Geschlechtsdimorphismus (*Lasiocampa, Gastropacha*). Es findet aber in diesen Fällen kaum irgendeine Kompensation etwa in dem Sinne statt, daß die schwereren Weibchen eine kräftigere Muskulatur besäßen. Sie sind nur infolge ihrer Schwere sehr träge und ungeschickte Flieger, während die Männchen gerade dieser Spinner einen reißenden Flug besitzen.

Pieron hat für verschiedene Individuen ein und derselben Art (*Libellula sanguinea*) die folgende Beziehung zwischen der Flügeloberfläche und dem Körpergewicht gefunden. Es ist $S = a + b \cdot P$, wobei a und b Konstanten sind.

Über *die Geschwindigkeit des Insektenfluges*, die natürlich bei den einzelnen Arten sehr verschieden ist, liegen erst sehr wenige wirklich zuverlässige Beobachtungen vor. Die Geschwindigkeit der Biene wird von einem unserer besten Bienenkenner, v. Frisch, auf durchschnittlich 6,5 m pro Sekunde geschätzt. Daß manche Arten bedeutend höhere Werte erreichen, ist zweifellos. Die schnellsten Insekten dürften die Sphingiden, die großen Libellen und gewisse Fliegen sein, wie *Tabanus*. Alle diese Tiere erreichen nach vorläufigen Schätzungen eine Geschwindigkeit von ca. 15 m pro Sekunde, die aber immerhin noch erheblich hinter der eines schnellen Vogels zurückbleibt.

Die Ausdauer beim Fluge ist eine bedeutende. Den besten Beweis hierfür liefern die Insekten, die gelegentlich fern von der Küste auf Schiffen gefangen werden. Die Heuschrecke *Pantalea flavescens* ist z. B. 900 Meilen von Australien entfernt auf offener See beobachtet worden. Eine beachtenswerte Flugleistung vollbringen auch diejenigen mittelländischen Arten, die in heißen Sommern von ihrer südlichen Heimat bis an die Küste der Ost- und Nordsee fliegen. Insbesondere ist dies von gewissen Schwärmern, wie dem Oleanderschwärmer oder dem Totenkopf, bekannt. Das Vorkommen dieses letzten in Deutschland ist lediglich auf solche verirrte Sommergäste zu beziehen, die sich nur für eine Generation hier oben im Norden zu halten vermögen und immer von neuem zuwandern.

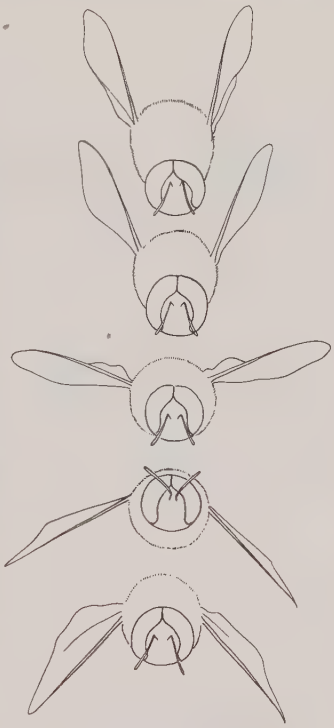


Abb. 178. Die wichtigsten Flugphasen der Biene, von vorn gesehen. (Nach Stellwaag.)

Die Stellung der Flügel während des Fluges.

Für eine zukünftige Analyse des Insektenfluges ist es von größter Bedeutung, daß die genaue Stellung der Flügel in jeder Bewegungsphase bekannt ist. Die Untersuchungsmethoden hierfür sind verschieden. Manches Wichtige kann man bereits der Betrachtung des Gesamtflugbildes des am Stativ auf der Stelle schwirrenden Insekts entnehmen, insbesondere, wenn man gewisse Kunstgriffe anwendet, wie die Vergoldung der Flügelspitze (Marey). Das vollkommenste Mittel ist natürlich die Kinematographie, obgleich die rasante Geschwindigkeit des Flügelschlages und die Kleinheit der Objekte nicht nur die Aufnahme selbst, sondern auch ihre Interpretation zu einer recht schwierigen Aufgabe machen. Endlich kann man die Stellung, welche die Flügel in jeder Phase eines Auf- und Niederschlages einnehmen, nach Stellwaag auch ohne Anwendung komplizierter

Apparate in der folgenden Weise ermitteln. Wenn man Bienen mit Chloroform tötet, bleiben die Thoraxmuskeln in verschiedenen Kontraktionszuständen stehen. Da nun die Stellung der Flügel nur von der Deformation des Thorax abhängig ist, erhält man auf diese Weise ohne jeden weiteren Eingriff leicht eine ganze Serie verschiedener Flugstellungen, die man nur in der richtigen Reihenfolge zu ordnen braucht. Unter Umständen kann man auch am getöteten Tier durch leichten Druck auf den Thorax die eine Flugstellung in die andere überführen (s. Abb. 178).

Die Untersuchungen dieses Gegenstandes haben erwiesen, daß man auch hier streng zwischen den Libellen und den übrigen Insekten unterscheiden muß. Bei den Libellen arbeiten die Vorder- und Hinterflügel in entgegengesetzter Phase: Wenn die Vorderflügel nach vorn schlagen, bewegen sich die Hinterflügel nach hinten und umgekehrt. Auch die Drehung um die Flügellängsachse erfolgt bei Vorder- und Hinterflügel nicht zur selben Zeit, sondern abwechselnd. Im ganzen scheinen aber beide Flügelpaare ziemlich die gleichen Bewegungen auszuführen (Bull).

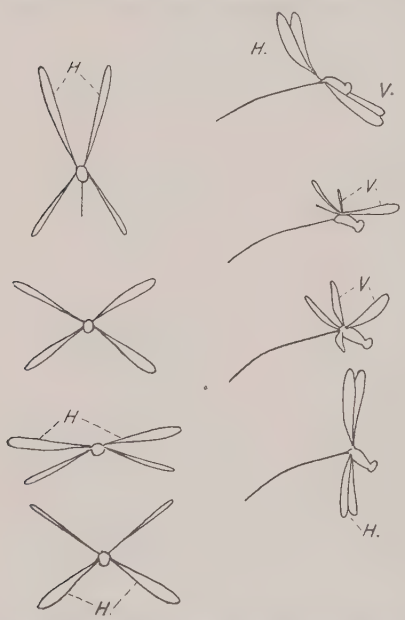


Abb. 179. Einige Flugbilder einer Libelle. Nach den kinematographischen Aufnahmen von Voss. Links von vorn gesehen, rechts von der rechten Seite. *V.* Vorderflügel, *H.* Hinterflügel.

Bei den höheren Insekten mit indirekter Flugmuskulatur werden, wie es selbstverständlich ist, alle vier Flügel synchron und phasengleich bewegt. Immerhin gibt es aber auch hier Unterschiede wesentlicher Art. So ist beim Kohlweißling nach den schönen Untersuchungen von Uexkuell der Vorderflügel zu drei verschiedenen Bewegungen fähig: „1. von oben nach unten und umgekehrt, 2. von vorn nach hinten und umgekehrt, 3. hin und her um seine Längsachse.“ Unterschieden voneinander sind diese Bewegungen offenbar durch die verschiedene Tätigkeit der direkten Flugmuskeln. Der Hinterflügel dagegen kann stets nur ein und dieselbe Bewegung machen, nämlich von oben nach unten.

Bei allen physiologisch zweiflügeligen Insekten fallen diese Unterschiede natürlich fort, so daß der Flugmechanismus bei ihnen die denkbar einfachste Form erlangt. Da diese Tiere: die Fliegen, Hymenopteren, Sphingiden usw., die besten Schwirrflieger sind und leicht auch im fixierten Zustande auf der Stelle schwirren, sind sie von jeher vorzugsweise zum Studium des Flugbildes benutzt worden. Schon Marey kannte den interessanten Anblick, den ein am Stativ schwirrendes Insekt bei der Betrachtung von vorn gewährt (s. Abb. 180). Man sieht, daß die Flügel mit außerordentlich großer Amplitude bewegt werden, so daß die extremen Flügelstellungen einen Winkel von ca. 150° zwischen sich einschließen. Bei Betrachtung eines solchen Tieres von der Seite sieht man unter geeigneten optischen Bedingungen, daß die Flügelspitze eine langgestreckte Acht beschreibt, also eine Raumkurve durchmißt (Marey). Die Mittellinie dieser Acht wird als die Schwingungsebene bezeichnet. Sie steht meist schräg zur Längsachse des Körpers, das Insekt bewegt also seine Flügel von hinten oben nach vorn unten und umgekehrt. Diese fundamentalen Beobachtungen

lehren uns, daß der Flügel beim Aufwärts- und Abwärtsschlagen zwei verschiedene Bahnen einhält. Aus kinematographischen Flugbildern läßt sich ferner entnehmen, daß der Abwärtsschlag als die eigentlich aktive Phase schneller und energischer vollzogen wird als die Aufwärtsbewegung des Flügels (Voss), *Eristalis tenax*. Ferner erkennt man, daß der Flügel beim Abwärtsschlag mit der Fläche nach unten drückt, während er bei der Aufwärtsbewegung zum Teil mit der Kante voran die Luft durchschneidet. Der Flügel dreht sich also auch um seine Längsachse während der Bewegung. Dies ist keineswegs eine Folge des Luftwiderstandes, sondern beruht auf aktiver Muskeltätigkeit; denn auch der sehr stark gestutzte Flügel, der keinem Luftwiderstand begegnet, verhält sich gleich (Bull).

Die Aerodynamik des Insektenfluges ist indessen aus solchen Flugbildern allein kaum zu erforschen. Einen neuen und erfolgreichen Weg zur Lösung dieses schwierigen Problems beschritt neuerdings Demoll. Er verzichtete auf eine genauere Analyse der Flügelbewegungen selbst und studierte an besonders hierfür konstruierten Apparaten die Wirkung, welche der sich bewegende Flügel auf die ihn umgebende Luft ausübt. Zu diesem Zwecke befestigte er das Insekt an einem Gestell aus horizontalen Holzleisten, an denen überall sehr leicht bewegliche Fädchen (feinste Fiederchen des Eulenflügels) befestigt waren. Diese Fiederchen stellen sich nun genau in die Richtung der jeweiligen Luftströmungen ein, die durch die Bewegungen des Flügels erzeugt werden. Es ergibt sich aus Versuchen an Sphingiden, daß die Luft im wesentlichen nach hinten weggedrückt wird und von oben und vorn nachströmt (s. Abb. 181).

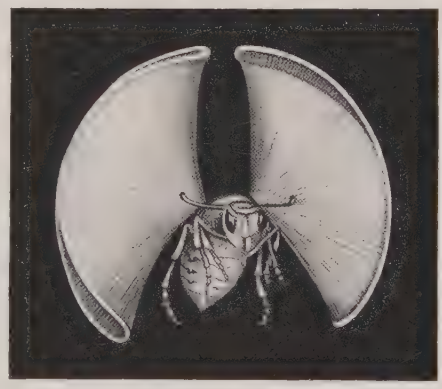


Abb. 180. Ansicht einer am Stativ fliegenden sonnenbestrahlten Wespe, deren Vorderflügelenden vergoldet sind.
(Nach Marey aus Schroeders Handbuch.)

Die Richtung der zu- und abströmenden Luft bildet also einen charakteristischen Winkel. Die nach hinten gedrückte Luftsäule hat einen sehr viel geringeren Querschnitt als die nachströmende Luft. Man hat vor Demoll ganz allgemein angenommen, daß der Abwärtsschlag des Flügels die aktive Phase ist und der Aufwärtsschlag im wesentlichen nur die Bedeutung hat, den Flügel wieder in die Ausgangslage zurückzubringen. Demoll dagegen will auf Grund seiner Beobachtungen den Satz aufstellen, daß die Progressivbewegung des Tieres fast ausschließlich durch die Aufwärtsbewegung des Flügels zustande kommt, während der Niederschlag desselben das Insekt nur in die Höhe hebt und das Absinken verhindert. Für diese Auffassung spricht allerdings wohl der Umstand, daß der Niederschlag des Flügels von oben hinten nach unten vorn erfolgt, so daß schwer einzusehen ist, wie hierdurch eine Vorwärtsbewegung des Tieres sich ergeben soll. Da aber die Demollsche Versuchsanordnung, so interessant sie auch ist, den Effekt des Flügelschlages nur summarisch zu erfassen erlaubt, und eine Trennung von Aufwärts- und Abwärtsbewegung ausschließt, scheint diese neue Auffassung noch nicht genügend begründet; sie kann vorerst nur den Wert einer Arbeitshypothese beanspruchen.

Demoll legt ferner sehr großes Gewicht auf die von ihm beobachtete Tatsache, daß vor und über dem fliegenden Insekt ein luftverdünnter Raum entsteht, in den, wie er meint, das Tier hineingesaugt wird. Er konstruiert hierauf

einen fundamentalen Unterschied zwischen dem Flug der Vögel und der Insekten: „Der segelnde Vogel liegt auf der Luft, das Insekt hängt in der Luft; jener wird von der Luft getragen durch Vermehrung des Druckes von unten, dieses wird von der Luft angesaugt, durch Verminderung des Druckes von oben.“ Gegen diese Auffassung müssen aber doch sehr gewichtige Bedenken erhoben werden. Saugen ist kein physikalischer Begriff, sondern nur der Ausdruck dafür, daß auf der einen Seite ein Unterdruck herrscht, der dem normalen Druck auf der anderen Seite eine Wirksamkeit ermöglicht. Saugen ist also stets nur ein Drücken. Beim fliegenden Insekt stammt dieser Druck natürlich vom Flügelschlage her, welcher die unter dem Tiere befindliche Luft komprimiert. In Summa liegt also das Insekt genau so auf der Luft wie der Vogel.

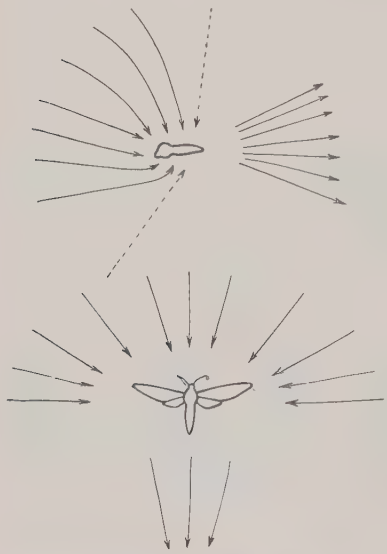


Abb. 181. Luftströmungen in der Umgebung eines am Fixiergestell schwirrenden Schwärmers. Von der Seite und von oben gesehen. (Nach Demoll 1918.)

Aus dem hier kurz Geschilderten geht wohl immerhin dies mit Sicherheit hervor, daß die Mechanik des Insektenfluges noch sehr viele Geheimnisse birgt. Von einer mathematisch-physikalischen Behandlung dieses Gegenstandes sind wir zur Zeit noch außerordentlich weit entfernt.

Das Steuern während des Fluges.

Das Vermögen, die Richtung des Fluges abzuändern, ist bei den Insekten sehr verschieden entwickelt. Manche, wie die Heuschrecken, können es fast gar nicht. Die gut fliegenden hingegen, wie die Fliegen oder die Sphingiden, sind sogar den Vögeln in ihrem Steuerungsvermögen weit überlegen. Sie können sich an Ort und Stelle schwebend erhalten, rückwärts und seitwärts fliegen, sie können sich auch um die Hinterleibspitze oder um das Kopfende drehen. Daß sie sich während des Fluges auch um die Horizontalachse drehen können, läßt sich am leichtesten bei in der Luft miteinander spielenden Schmetterlingen beobachten.

Die älteren Autoren haben das Steuern während des Fluges meist durch irgendwelche Bewegungen des Hinterleibs sowie der Beine erklären wollen. Dies gilt aber wahrscheinlich nur für sehr wenige Fälle. So zeigte Uexküll neuerdings, daß der Kohlweißling sein Abdomen stets ausgiebig hin und her bewegt. Hierdurch wird der Schwerpunkt des ganzen Systems ruckweise verlagert und das Tier erhält den charakteristischen, schwankenden Flug. Für die meisten gut fliegenden Insekten dürften die Dinge aber ganz anders liegen. Hauptsächlich den Untersuchungen Stellwaags verdanken wir unsere Kenntnis, daß es bei ihnen die Flügel sind, mit deren Hilfe die verschiedenen Steuerbewegungen ausgeführt werden.

Alle Schwenk- und Drehbewegungen um die Vertikalachse lassen sich auf ungleichmäßiges Arbeiten der beiderseitigen Flügel zurückführen. Hierbei stehen dem Insekt zwei Mittel zu Gebot: Änderung der Schwingungsebene und Änderung der Amplitude. Mit der Neigung der Schwingungsebene wechselt das Verhältnis von Vortrieb und Auftrieb. Ändert also der eine Flügel seine Schwingungsebene, so muß notwendigerweise der Vortrieb auf der einen Seite größer als auf der anderen sein; das Resultat ist eine Schwenkung um die Vertikalachse (s. Abb. 182).

Die Unabhängigkeit der Amplitude des Flügelschlages der einen Seite von der anderen ist sehr leicht festzustellen, wenn man das Insekt in geeigneter Weise fixiert und an Ort und Stelle schwirren läßt. Man kann dann beobachten, daß die Amplitude der einen Seite sich in jedem Maße bis zum völligen Stillstand verringern kann, während die Flügel der Gegenseite mit unverminderter Stärke weiterschwingen. Die Frequenz bleibt aber auf beiden Seiten stets die gleiche. Vermutlich ist das plötzliche Seitwärtsschnellen der Insekten, welches das beistehende Bild veranschaulicht, auf eine solche Ungleichheit im Verhalten der beiderseitigen Flügel zurückzuführen (s. Abb. 183).

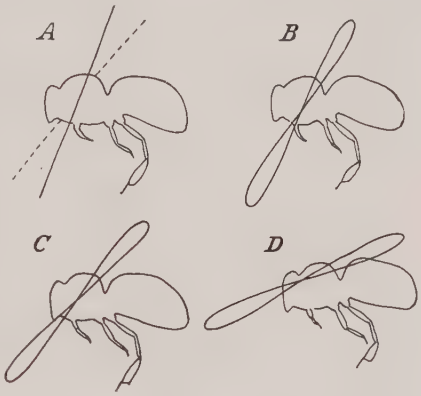


Abb. 182. *A.* Biene im Begriff zu schwenken. Die beiden Linien geben die verschiedenen Schwingungsebenen der beiderseitigen Flügel an. *B.* zeigt die von der Flügelspitze beschriebene S-Figur beim Vorwärtsflug, *C.* beim Flug an Ort und *S* Stelle, *D.* beim Rückwärtsflug. (Nach Stellwaag 1916.)

Vorwärts- und Rückwärtsflug, sowie das eigentümliche Schweben auf der Stelle kann durch beiderseits gleiche Veränderung der Schwingungsebene erzielt werden. Je geringer der Winkel ist, den die Schwingungsebene der Flügel mit der Längsachse des Körpers bildet, desto größer ist vermutlich der Auftrieb und desto kleiner der Vortrieb.

Eine noch völlig ungelöste Frage ist die, ob die fliegenden Insekten einen Gleichgewichtssinn besitzen. Die Medianebene ihres Körpers steht während des Fluges stets senkrecht; auch die Neigung, welche die Längsachse des Körpers zur Schwerkraft einnimmt, dürfte im allgemeinen konstant sein und nur in bestimmten Fällen: Flug nach oben oder nach unten, verändert werden. Das fliegende Insekt besitzt also eine typische Gleichgewichtslage; ob dieselbe aber aktiv oder passiv erhalten wird, ist noch fast unbekannt. Das einzige, was wir wissen, ist, daß nach den Beobachtungen von Demoll die Sphingiden, wenn sie senkrecht nach oben oder steil nach unten fliegen, eine charakteristische Krümmung ihres Hinterleibes zeigen, indessen kann hieraus noch nicht effektiv auf das Vorhandensein eines Gleichgewichtssinnes geschlossen werden.

Abb. 183. Flugbahn einer Fliege, die auf eine als Kreis gezeichnete Aster zufliegt. (Nach Stellwaag 1916.)

Vorbereitung zum Fluge.

Bei vielen Käfern sowie den meisten Nachtschmetterlingen ist die sehr merkwürdige Erscheinung zu beobachten, daß sie besondere Vorbereitungen treffen müssen, bevor sie sich zum Fliegen anschicken. Dieses Schwirren vor dem Fluge besteht bei den Schmetterlingen in Flügelbewegungen von sehr geringer Amplitude aber großer Frequenz, so daß man die Zeichnung des Flügels nicht mehr zu erkennen vermag. Erst wenn dieses Schwirren mehrere Minuten lang durchgeführt worden ist, ist das Insekt flugfähig. Ein Nachtschmetterling, den man in die Luft wirft, bevor er genügend lange geschwirrt hat, fällt wie ein Stein zu Boden. Diese längst bekannte, jedoch zunächst unverständliche Erscheinung hat in den letzten Jahren durch Dotterweich eine sehr interessante Aufklärung gefunden. Das Schwirren dient zur Erwärmung des Körpers. Das

kaltblütige, mit der Umgebung gleichwarme Insekt verwandelt sich durch das Schwirren, infolge der energischen Muskelarbeit in einen Warmblüter. Die thermoelektrisch gemessenen Temperaturen betragen über 30°. Hält man das Tier in einem erwärmten Raume, so ist aus begreiflichen Gründen die Dauer des Schwirrens um so kürzer, je höher die Temperatur ist. Aus einem Wärmschrank von 34° vermag der Falter ohne jede Schwirrbewegung sofort abzufliegen.

Das Pumpen der Maikäfer und anderer Käfer bedeutet wahrscheinlich dasselbe, ist jedoch noch nicht experimentell geprüft worden. Auch die Tagfalter zeigen, wie Dotterweich nachwies, ein typisches Schwirren vor dem Fluge, wenigstens nach der Nachtruhe.

Die Abhängigkeit des Fluges von Sinnesreizen.

Das Flugvermögen der Insekten ist in manchen Fällen in sehr eigentümlicher Weise von der Erregung gewisser Sinnesorgane abhängig. Das bestbekannte Beispiel liefern die Fliegen. Bei ihnen sind bekanntlich die Hinterflügel in die sog. Halteren oder Schwingkölbchen umgewandelt, sehr kleine, stäbchenförmige Gebilde, die beweglich am Thorax befestigt sind und an ihrem freien Ende eine kugelige Verdickung tragen. Die verbreiterte Basis ist mit zahlreichen Sinneszellen versehen.

Experimentell ist folgendes sichergestellt: Die Halteren bewegen sich synchron mit den Flügeln und mit einer ähnlich großen Amplitude (v. Buddenbrock). Das Tier wird unfähig zu fliegen, erstens, wenn man ihm die Halteren ausreißt und zweitens, wenn man sie durch Festkleben am Körper an ihrer Eigenbewegung hindert (Jousset de Belesme, Weinland). Charakteristisch für ein solches Tier ist es, daß es beim Abfliegen nicht vom Boden hochkommt, sondern sich überschlägt. Wirft man es in die Luft, so landet es nach einem mehr oder weniger steilen Gleitflug. Eine nähere Analyse der Flügelbewegungen der halterenlosen Fliege, zu der es einer komplizierten kinematographischen Apparatur bedarf, ist noch nicht durchgeführt worden.

Von den zahlreichen älteren Hypothesen, die zur Deutung der Halterenfunktion ersonnen worden sind, ist die verbreitetste wohl, daß sie eine Art von Balancierstangen darstellen, ohne deren Besitz das Insekt beim Fliegen das Gleichgewicht verliert und abstürzt. Gegen diese Hypothese spricht aber erstens der Umstand, daß die Bewegung der Halteren bei jeder Stellung des Tieres im Raum die gleiche ist; zweitens die Tatsache, daß das Flugvermögen nur wenig geschädigt ist, wenn man nur eine Haltere entfernt. Eine halbe Balancierstange muß aber notwendigerweise schädlicher sein als gar keine. Außerdem sind die Halteren bei ihrer winzigen Größe für eine solche Funktion denkbar ungeeignet.

Nach einer neueren Hypothese (v. Buddenbrock) sind die Halteren als sog. „Stimulationsorgane" aufzufassen, die das Zentralnervensystem erst in den zum Fluge nötigen Erregungszustand versetzen. Auch sie ist nicht bewiesen, aber zur Zeit wohl am besten begründet. Nach dieser Hypothese wird also angenommen, daß die Bedeutung der Eigenbewegung der Halteren die Reizung der Sinneszellen ist, die sich an ihrer Basis in großer Zahl befinden. Besonders deutlich spricht für diese Vorstellung das eigentümliche Verhalten der Fleischfliege *Sarcophaga carnaria*. Die Sinnesorgane, die erregt werden müssen, damit den Flügeln die notwendigen motorischen Impulse zufließen, liegen bei dieser Art nur in den Halteren und in den Beinen; bei den anderen Fliegen außerdem noch an anderen unbekannten Stellen. Schneidet man einer Fleischfliege alle sechs Beine ab und wirft das Tier in die Luft, so vermag es noch vortrefflich

zu fliegen. Entfernt man jetzt auch noch die Halteren, so ist nicht nur die Flugfähigkeit, sondern überhaupt die Bewegungsfähigkeit der Flügel erloschen. Die Fliegen vermögen meist nur ein schwaches Schwirren auszuführen (v. Buddenbrock).

Die Funktion der Halteren mancher flügellosen Fliegen ist noch nicht erforscht.

Die Halteren stehen in ihrer stimulierenden Wirkung auf die Flugorgane der Insekten nicht allein. Will wies bei der südamerikanischen Heuschrecke *Rhipipterix chopardi* am Abdomen ein merkwürdiges Sinnesorgan nach, dessen Verlust durch Zukleben das Insekt unfähig macht, zu fliegen und zu springen.

Auch die Augen zeigen interessante Beziehungen zum Flugvermögen der Insekten. Es ist eine bekannte Erscheinung, daß Fliegen und Tagfalter, nicht aber Stechmücken, im Dunkeln stillsitzen. Man kann sich daher vor den Belästigungen durch Stubenfliegen während des Schlafes völlig dadurch schützen, daß man das Zimmer verdunkelt. Knoll beobachtete, daß der Taubenschwanz, *Macroglossa stellatarum*, wenn er bei elektrischem Licht im Zimmer herumfliegt, sofort zu Boden stürzt, wenn man das Licht ausknipst. Endlich scheinen auch die Ocellen Beziehungen zum Flugvermögen zu besitzen. An der Fruchtfliege *Drosophila* wies Bozler nach, daß sie bei intakten Ocellen mit unverminderter Geschwindigkeit vom Hellen ins Dunkle fliegt, mit verklebten Ocellen erleiden die Tiere dagegen an der Hell-Dunkel-Grenze eine erhebliche Verminderung ihrer Geschwindigkeit.

Der Mensch im Flugzeug, seine Eignung zum Flugdienst und die funktionellen Störungen, die derselbe mit sich bringen kann[1].

Von

Martin Flack

London.

Zusammenfassende Darstellungen.

Amerikanisch. (1) Air Service Medical **1919** (verschiedene Autoren). — (2) Air Service Information Circular **1—6** (1920—1926) (verschiedene Autoren). — (3) Bauer, L. H.: Aviation Medicine. Baltimore: Williams & Wilkins 1926. — *Englisch.* (4) Medical Problems of Flying. Med. Res. Counc. Spec. Rep. **1919—1920**, Nr 37 u. 53 (verschiedene Autoren). — (5) Official Medical History of War **11** (1923) (Beiträge von Flack, Birley and Bowdler). — (6) Anderson: The Medical and Surgical Aspects of Aviation. London 1919. — (7) Manual of Medical Officers for Royal Air Force (Stationery Office London). — *Deutsch.* (8) Koschel, E.: Hygiene des Ersatzes bei den Luftstreitkräften. Handb. d. ärztl. Erfahr. im Weltkriege **7** Leipzig Barth 1922. — (9) Garten, S.: Antrittsvorlesung. Die Bedeutung unserer Sinne für die Orientierung im Luftraume. Leipzig Engelmann 1917. — *Französisch.* (10) Cruchet u. Moulinier: Le mal des aviateurs. Paris Ballière 1919. — (11) Maublanc u. Ratié: L'examen medical des aviateurs. Paris Ballière 1919. — (12) Perrin de Brichambaut: Critères de l'aptitude au vol en avion 1921. Paris Louis Arnette (vollständige Literatur). — *Italienisch.* (13) Giorn. Med. mil. **67** (1919), 235 S. Beiträge von Aggazzotti, Galeotti, Gemelli, Gradenigo etc. — *Unter anderen wurden auch folgende Publikationen benutzt:* (14) Accorinti, V. IV. Congr. Intern. di Navig. Aerea, Roma 1927. — (15) Anastasiu, V. C. III. Congr. Intern. de la Navig. Aérienne. Bruxelles 1925. — (16) Anastasiu, V. C.: IV. Congr. Intern. di Navig. Aerea, Roma 1927. — (17) Behague, P.: Aerophile **1**, 15 mars 1923. — (18) Behague, P. u. J. Beyne: J. Méd. Français **15**, Nr 6. Paris 1926. — (19) Beyne, M.: Arch. Méd. mil. **77** (1922). — (20) Beyne, M.: Arch. Méd. mil **79** (1923). — (21) Beyne, M.: III. Congr. Intern. de la Navig. Aérienne. Bruxelles 1925. — (22) Brabant, V. G.: Arch. méd. belges **74** (1921). — (23) Brabant, V. G.: I. Congr. Internat. de la Navig. Aérienne. Paris 1921. — (24) Camus u. Nepper: Paris méd., 18 mars 1916. — (25) Clements, E. C.: Brit. med. J. **11**, 655 (1923). — (26) Clements, E. C.: Proc. roy. Soc. Med. **19**, 15 (1926). — (27) Cruchet u. Moulinier: Soc. Biol., 21. Juni 1919 (auch 10). — (28) Cruchet, R.: III. Congr. Intern. de la Navig. Aérienne. Bruxelles 1925. — (29) Eriksen, E. C.: IV. Congr. Intern. di Navig. Aerea, Roma 1927. — (30) Ferry, G.: Presse méd. 1916, 14. Febr. — Ann. de Méd. **1919**, 124. — (31) Flack, M.: Brit. med. J. **11**, 921 (1923). — (32) Flack, M.: III. Congr. Intern. de la Navig. Aérienne. Bruxelles 1925. — (33) Flack, M.: J. roy. aeronaut. Soc. **1927**, Nr 197. — (34) Garsaux, P.: Intern. Air Congr. London 1923. — (35) Garten, S.: Abh. sächs. Ges. Wiss. Leipzig **36**, Nr 4, 433 (1920) (auch 9). — (36) Gemelli: Riv. Psicol. **13**, 157 (1917) (auch 13). — (37) Gemelli: L'Aerotecnica **7**, Nr 9 (1928). — (38) Gemelli: Arch. di Sci. biol. **12** (1928). — (39) Jones, I. A.: J. amer. med. Assoc. Chicago **79**, 1607 (1917) — Equilibrium and Vertigo (1918). — (40) Lewis, E. R. u. F. H. Pike: J. amer. med. Assoc. Chicago **1918**. 25. Mai (auch 1). — (41) Loewy u. Placzek: Berl. klin. Wschr. **1914**, 1. Juni. — (42) Noltenius, F.: Münch. med. Wschr. **69**, 776 (1922). — (43) Richet, Ch., Garsaux et Béhague. Presse méd. **1927**, Nr 20. — (44) Schneider, E. C.: J. amer. med. Assoc. Chicago **71**, 1384 (1918) (auch 1 u. 2). — (45) Schrötter, H.: Wien. klin. Wschr. **32**, 731 (1919). — (46) Scott, S.: J. Laryng. a. Otol. **35**, 225 (1920) (auch 4, Nr 37). — (47) Villemin, F.: C. r. Soc. Biol. Paris **1919**, 696.

[1] Übersetzt von G. v. Uexküll.

Der Pilot stellt den kontrollierenden und koordinierenden Mechanismus des Aeroplanes dar.

Durch entsprechende koordinierte Bewegungen seiner oberen und unteren Gliedmaßen ist ein Mensch heute in der Lage, einen Aeroplan zu lenken und so „zu fliegen", genau so, wie er bis jetzt schon andersartige Mechanismen beherrscht, z. B. ein Automobil.

Um die Kunst des Fliegens zu erlernen, muß daher ein Mensch rasche, gut koordinierte und feine Bewegungen seiner Glieder ausführen können, sonst wird er zur Gefahr für sich und andere.

Es ist eine alltägliche Erfahrung, daß gewisse Leute sich als schwerhändig und schwerfüßig erweisen und voraussichtlich die Kunst des Fliegens nie lernen werden. Auch bei dem geeigneten Schüler sind alle diese koordinierten Bewegungen zunächst das Ergebnis bewußten Handelns; sie gehen aber dann in das Reich des Automatischen über, so daß der kundige Flieger nicht darüber nachzudenken braucht, wie er fliegt, sondern unbewußt die richtigen Bewegungen ausführt, wie sie für die verschiedenen Formen des Fliegens nötig sind.

Im Hinblick auf die Befähigung zur Ausführung von Flügen ist es nun wichtig, festzustellen, daß keine Faktoren in Frage kommen, die nicht auch nötig wären, um einen Kraftwagen gut zu lenken, oder zur erfolgreichen Beteiligung an verschiedenen Sports und Spielen. Manche Menschen haben daher größere Begabung zum Fliegen als andere, genau wie einige sportlich besser veranlagt sind als andere. Die verschiedenen Bewegungen der willkürlichen Muskeln, die beim Fliegen von Piloten verlangt werden, sind die folgenden:

1. Eine Vor- und Rückwärtsbewegung des Handsteuers, das ein Hinabdrücken oder Hochziehen des Flugzeuges bewirkt.

2. Eine Vor- und Rückwärtsbewegung der Füße, welche im Flugzeug durch die Einwirkung des Seitensteuers eine seitliche Änderung der Flugrichtung bewirkt.

3. Eine seitliche Bewegung des Handsteuers, wodurch die Verwindungsklappen in Tätigkeit treten und das Flugzeug um seine Längsachse aus der horizontalen Lage oder in die horizontale Lage gebracht wird.

Durch diese Einzelbewegungen oder durch ein gleichzeitiges Verbinden von zwei oder mehreren kann die Lage der Maschine nach Belieben verändert werden und es können verschiedene komplizierte Bewegungen, die im Luftkampf gebraucht werden, mit Sicherheit ausgeführt werden.

Oft werden während des Fluges noch andere Muskeltätigkeiten nötig, die mit der Bedienung des Motors und einem richtigen Funktionieren desselben zusammenhängen. Im Kriege müssen ferner gleichzeitig mit geschicktem Steuern der Maschine andere koordinierte Bewegungen, wie gutes Schießen, Bombenabwurf, Photographie usw. ausgeführt werden.

Man wird zugeben, daß der moderne Flug in motorischer Beziehung bedeutendes Geschick verlangt. Ohne diese Gewandtheit ist es unwahrscheinlich, daß jemand ein bedeutender Pilot wird. Aber zu dieser Geschicklichkeit bei dem Gebrauch der Gliedmaßen kommen noch andere Fähigkeiten, die ein Flieger in erhöhtem Maße braucht, sowohl hinsichtlich des Wahrnehmungsvermögens durch die verschiedenen Sinnesorgane, als auch hinsichtlich der körperlichen Widerstandsfähigkeit, die nötig ist, um die Anstrengungen zu ertragen, die dem menschlichen Körper bei hohen Flügen und Flügen von langer Dauer zugemutet werden.

Zum Einsetzen der koordinierten Bewegungen, die der Flug erfordert, folgt der Flieger gewissen *Sinneseindrücken.* Der wichtigste ist das *Sehen.* Ohne ungehinderten Gebrauch der Augen kann man nicht fliegen. Es ist durch Versuche erwiesen, daß selbst erfahrene Flieger auch nicht die einfachste Flugbewegung ausführen können, wenn ihnen die Augen verbunden sind. Ebenfalls

weiß man, daß Flieger im Nebel keinen geraden Kurs halten oder in gleicher Höhe fliegen können, ja daß sie dabei sogar mit der Unterseite nach oben geraten können. Schuld daran ist die zeitweilige Ausschaltung des Sehorgans. Zur Genauigkeit in Nebel- und Wolkenflügen ist der Pilot fast ausschließlich auf die Ablesungen besonderer Hilfsinstrumente angewiesen.

Allgemein gesagt, ist eine normale Sehschärfe unbedingt erforderlich, und im staatlichen Fliegerdienst der verschiedensten Länder ist nur eine ganz minimale Verminderung des Sehvermögens zulässig. Bei Hypermetropie von mehr als zwei Dioptrien wird Untauglichkeit angenommen, hauptsächlich weil das Sehen in der Nähe dadurch beeinträchtigt wird.

Außer auf gute Sehschärfe ist der Flieger sehr auf richtiges und harmonisches Arbeiten der verschiedenen Muskeln angewiesen, die die Augäpfel bewegen. Bei den meisten Menschen ist zum Raumsehen und zur sicheren Entfernungsschätzung das richtige Zusammenwirken beider Augen erforderlich. Man hat festgestellt, daß dieses harmonische Zusammenwirken der beiden Augen bei einem großen Prozentsatz der schlecht landenden Piloten fehlt. Es hat sich aber als möglich erwiesen, durch sorgfältiges Trainieren und Erhöhung des Tonus im mangelhaften Muskel eine gute visuelle Abschätzung der Entfernungen zu erreichen und dadurch gute Landungen zu ermöglichen (25).

Normaler *Farbensinn*, obschon an sich zum Fliegen nicht nötig, wird im Flugdienst aller Länder verlangt, besonders zur sicheren Unterscheidung farbiger Signale.

Nach einigen Autoritäten (39) hat man angenommen, daß die Bogengänge im inneren Ohr beim Fluge eine sehr wichtige Rolle spielen, besonders wo es sich um die Fähigkeit der Orientierung im Raum handelt (13), aber wie schon erwähnt, hat die Erfahrung bewiesen, daß das menschliche Gleichgewichtsorgan nicht ausreicht, um den Menschen fähig zu machen, auch im Nebel das Gleichgewicht zu halten. Obgleich, wie Garten zeigte, einige Menschen im Zustand der Ruhe beim Versuch im Steigungsstuhl eine leichtere Wahrnehmung für das Umkippen haben als andere und ein Mensch beim Fluge mit verbundenen Augen als Passagier (aber nicht als Pilot) eine Zeitlang sagen kann, ob und wie eine Maschine ihre Lage verändert, so ist doch die menschliche Fähigkeit, bei den raschen und verschiedenartigen Bewegungen des Flugzeuges die Lage im Raum festzustellen, merkwürdig mangelhaft. Für das praktische Fliegen ist der Pilot daher, wie gesagt, auf die Wahrnehmungen der Augen angewiesen. Man kann ruhig sagen, sowohl die Beurteilung der Lage der Maschine im Raum beim Fliegen und bei der Landung, als auch die Abschätzung der Schnelligkeit, gründen sich nur auf Wahrnehmungen, die auf visuellen Reizen beruhen. Die Anregungen dazu stammen entweder aus der Maschine, d. h. aus den verschiedenen Instrumenten und Kontrollapparaten oder von außen (Horizont, Wolken, Landschaft usw.) oder aus beiden. Dies ist in besonderem Maße bei Flugschülern der Fall.

Bei zunehmender Erfahrung verläßt man sich aber auch auf gewisse *andere Merkmale*; dies ist hauptsächlich das „Gefühl" im Hand- und Fußsteuer und dem Sitz. Diese Gefühle haben ihren Ursprung in Impulsen aus Muskeln, Gelenken und Sehnen. Sie helfen nicht nur dem Piloten, sich ein Bild zu machen von seiner Lage zur Maschine und der Art der Bewegung, die sie ausführt, sondern auf diesen nervösen Reizen, welche von den Muskeln, Gelenken und Sehnen kommen, beruht die koordinierte und ruhige Funktion *der* Muskelgruppen, mittels derer der Pilot seinen Apparat beherrscht. Die Wichtigkeit dieser „*proprioceptiven Reize*" beim Fliegen ist im ganzen nicht genügend beachtet worden. Nächst dem Sehen sind deshalb diese Empfindungen von der größten Wichtigkeit für den Flieger. Es hatte sich dies schon durch sorgfältiges Ausfragen der Piloten

bezüglich der Wahrnehmungen, nach denen sie fliegen, ergeben. Aber die oben angeführte Arbeit von Garten hat die Tatsache erst experimentell bewiesen.

Garten (35) entdeckte unter Anwendung eines Neigungsstuhles, daß bei verbundenen Augen und in Ruhe (im Gegensatz zu den schnellen Bewegungen des Flugzeugs) die Hauptquelle zur Feststellung unserer Lage im Raum auf einer tiefliegenden Muskelempfindung beruht. Nicht alle Menschen sind mit der gleichen Empfindlichkeit der Wahrnehmung begabt; aber Taubstumme waren genau so fähig wie Normale. Wenn durch Eintauchen in Wasser bis zum Kinn das Körpergewicht ausgeschaltet war, erschien die Feinheit der Wahrnehmung *stark vermindert*. Starke Abkühlung der Haut an Fersen und Fußsohlen und in einem Falle Einspritzen von Novokain verursachte keine Verschlechterung der Einstellung auf dem Neigungsstuhle.

Durch diese Experimente wird die Wichtigkeit der Bogengänge im Hinblick auf die Wahrnehmung unserer Lage im Raum sehr vermindert. Es ist also zuzugeben, daß diese Experimente beweisen (wie es auch die beim Fliegen gemachten Erfahrungen tun), daß die sog. statische Funktion des Labyrinths nur geringe Bedeutung für die Wahrnehmung unserer Lage im Raum besitzt (9). Andererseits, was auch immer die Aufgabe der Bogengänge sein mag, so muß doch ihre Unversehrtheit noch immer als wichtig für das Fliegen angesehen werden.

Schallreize an sich sind dem Piloten bei der Tätigkeit des Fliegens nicht sehr wichtig. Das Geräusch der Spannungsdrähte und des Motors können anzeigen, daß eine gewisse Tätigkeit nötig ist. Der Empfang drahtloser Nachrichten, wenn auch wichtig, ist doch nur eine weitere Beihilfe zur Beherrschung des Flugzeugs.

Eigentliche *Tastreize* — wie schon oben gezeigt wurde — sind auch von geringer Bedeutung, wenn auch die Empfindung von Wind auf der einen oder anderen Gesichtshälfte ein Zurseitegleiten der Maschine andeuten kann.

Die zur tatsächlichen Beherrschung des Apparates erforderlichen Fähigkeiten sind diejenigen, die man bei jedem physiologisch gesunden Individuum voraussetzen kann. Kurz gesagt, es muß ein normaler Apparat zum Reizempfang vorhanden sein, ein normales Knochen- und Muskelsystem, und ein Nervensystem mit der Fähigkeit, die Impulse den entsprechenden Muskeln zuzuführen. Mit anderen Worten: das Individuum muß fähig sein, gewisse Reize wahrzunehmen und zu beachten, fähig, einigermaßen rasch vernünftige Schlüsse aus den erhaltenen Eindrücken zu ziehen und dann mit Genauigkeit, Schnelligkeit und Ausdauer, gewisse Muskelbewegungen auszuführen.

In den meisten Ländern hat man Untersuchungen über die *psychomotorischen Reaktionen* (Reaktionsversuche[1]) im Hinblick auf das Fliegen angestellt (11, 13).

In vielen Fällen (24, 36, 37, 38) wurde das Zusammenwirken von Hand und Auge in einfacher Form mittels eines Apparates erforscht, indem ein Gesichtsreiz, gewöhnlich in Gestalt einer farbigen Lampe, erfolgt; die Versuchsperson wird angewiesen, durch Bedienung eines Tasters zu antworten. Ein elektrisch kontrolliertes Chronoskop (d'Arsonval oder Hipp), vom Experimentator gleichzeitig mit dem Aufleuchten der Lampe in Bewegung gesetzt, wird durch Drücken des Tasters von der Versuchsperson angehalten. So ergibt sich die Zeit, die zur Ausführung dieser einfachen Koordinationshandlung nötig war.

Ähnliche Versuche werden mit Gehörs- und Tastreizen ausgeführt.

In jedem Falle wird eine Reihe von Wiederholungen vorgenommen, der Durchschnitt berechnet und auch die durchschnittliche Abweichung der Versuchsperson von ihrer eigenen Mittellage. Die letztere Zahl ergibt ein Maß für die Konstanz ihrer Reaktionen. Kompliziertere Reaktionen (sog. Wahlreaktionen), die einen höheren Grad von Koordination erfordern, sind von einigen Forschern eingeführt worden. In diesen Fällen wird eine Auswahl von Reizen, z. B. in Gestalt mehrerer verschiedenfarbiger Lampen, vorgezeigt, von denen nur eine von der Versuchsperson beantwortet werden soll. Die Form der Antwort ist gewöhnlich manuell, aber einige Experimentatoren haben auch Fußbewegungen eingeführt, als einen Teil des erforderlichen effektorischen Apparates.

[1] Vgl. Bd. 10 ds. Handb.

Die durchschnittliche Zeit, die verschiedene Forscher festgestellt haben, ist annähernd wie folgt: für Gesichtsreize $^{19}/_{100}$ Sek., für Gehörreize $^{14,5}/_{100}$ Sek. und für Tastreize $^{14}/_{100}$ Sek. Es wird behauptet, daß die Leistungen der einzelnen Piloten bei solchen Prüfungen in hohem Grade maßgebend sind für ihre Befähigung zum Fliegen. Es muß aber festgestellt werden, daß die Koordination von Hand- und Beinbewegungen, die eine so wichtige Rolle bei der Beherrschung des Flugzeugs spielt, durch diese Prüfung nicht ausreichend erfaßt wird.

In England (33) hat man es für nötig befunden, einen Apparat (7) (den Reidapparat) zu verwenden, der die Zeit aufzeichnet, die gebraucht wird, um die *wirklichen Arm- und Beinbewegungen* beim Fliegen (einzeln und kombiniert) auszuführen. Auf diese Art wird die Zeit bis zur Beantwortung sowohl exteroceptiver als auch proprioceptiver Reize festgestellt, und eine Abschätzung sowohl über Schnelligkeit der Wahrnehmung als auch Feinheit der koordinierten Bewegungen beim Fliegen gewonnen.

Was nun den Wert psychomotorischer Reaktionen für die Auswahl von Flugpersonal betrifft, muß gesagt werden, daß die einmalige Anwendung (häufig unter einer Nervenerregung) so spezieller Versuche keine sehr wertvolle und zuverlässige Auskunft liefert. Volksspiele und Sport, wie sie die Briten gern betreiben, stellen an sich Proben rascher Auffassung und Muskelkoordination dar, und sie werden hier immer wieder und unter der Wirklichkeit mehr entsprechenden und der Versuchsperson angenehmeren Umständen ausgeführt als in einem Prüfungssaale. Deswegen wird in Großbritannien bei der Wahl von Flugschülern (7) großer Wert auf eine allgemeine Begabung für Spiel und Sport gelegt in der Annahme, daß ein Mensch, der solche sportliche Schneidigkeit bewiesen hat, vermutlich sowohl guten Gesichtssinn und hervorragende Muskelkoordination wie auch beträchtliche physische Ausdauer und den Geist des „fair play" besitzt — was gute moralische Eigenschaften andeutet. —

Es folgt keineswegs aus solchen einmaligen psychomotorischen Prüfungen, wie sie bei der Aufnahme stattfinden, daß nach wiederholten Anstrengungen die Resultate ebensogut bleiben müssen. In der Tat sieht man häufig, daß Menschen mit raschen Reaktionen nach schwerer Anstrengung schon früh versagen; auch haben manche Menschen eine größere Fähigkeit, sich durch Übung zu verbessern, als andere, so daß es nicht unbedingt gesagt ist, daß, weil der visuell motorische Reflex zur Zeit der Prüfung nicht so rasch ist wie er sein könnte, das betreffende Individuum nicht durch Übung die Gewandtheit in den koordinierten Flugbewegungen erwerben könnte. Wir sind zu der Annahme berechtigt, daß solche Fortschritte im Fliegen stattfinden, und daß der Pilot größere Behendigkeit erwirbt, wenn er vom Übungsschulflug zum Alleinfluge und zum Schnellfluge übergeht. Diese Fähigkeit, sich zu verbessern, ist in der Sportwelt bekannt, genau so wie die Notwendigkeit dauernder Übungen. Damit wird nicht behauptet, daß psychomotorische Prüfungen wertlos seien; in Britannien werden solche Proben (in Verbindung mit anderen) in besonderen Fällen bei der Aufnahmeprüfung angewandt und auch besonders zur Aufklärung über das nervöse Gleichgewicht in den Fällen, wo man *nach* der Aufnahme eine spezielle Untersuchung für nötig hält.

In solchen Fällen wird darauf geachtet, inwieweit die erzielten Ergebnisse gleichmäßig sind; nervöse Ermüdbarkeit oder Unbeständigkeit werden sich bei dem betreffenden Individuum durch sehr wechselnde Ergebnisse kennzeichnen.

Ferner versucht man sowohl durch Untersuchung des allgemeinen nervösen Gleichgewichts, wie auch aus dem Benehmen des Bewerbers bei der Prüfung und der Art, wie er die ihm gestellten Aufgaben ausführt, seine allgemeine geistige Beweglichkeit und seine Eignung zum Fliegen zu beurteilen.

Die Beurteilung findet auch durch eine besondere Wahlkommission statt, zu der erfahrene Piloten gehören.

Aber es genügt noch nicht, zum Fliegen mechanische und geistige Eignung zu besitzen. Eine Bedingung von höchster Wichtigkeit ist *physische Ausdauer und Widerstandskraft* gegenüber der erschöpfenden Wirkung hoher und andauernder Flüge. Die Erfahrung hat bewiesen, daß dies besonders während des letzten Krieges notwendig war. Gegen Ende 1916 und Anfang 1917 bedingte die Verlegung des Luftkampfes in größere Höhen eine stärkere physische Anstrengung für den Piloten, die infolgedessen auch häufigere Zusammenbrüche zur Folge hatte (4, 8).

Zum erfolgreichen Fluge ist es natürlich auch wichtig, daß das Flugzeug in voller Bereitschaft zum Aufstieg ist, daß der Motor richtig abgestimmt ist und daß die Instrumente in Ordnung sind; das ist ebenso wichtig, wie daß die verschiedenen Systeme des kontrollierenden und koordinierenden menschlichen Mechanismus mit ihrem Maximum an Leistungsfähigkeit arbeiten.

Vergleiche zwischen den Ergebnissen, die bei der Prüfung erfolgreicher und nicht erfolgreicher Flieger erzielt wurden, führen zu dem Schlusse, daß außer allgemeiner Gesundheit der verschiedenen Körperorgane folgende Hauptbedingungen erfüllt sein müssen, wenn man die physische und psychische Eignung zum Fliegen einschätzen will:

a) volle respiratorische Leistungsfähigkeit,

b) volle zirkulatorische Leistungsfähigkeit,

c) große Widerstandsfähigkeit des gesamten, völlig unversehrten Nervensystems, insbesondere bezüglich Regulierung der Respiration und Zirkulation (7).

Diese werden ausführlicher behandelt werden, nachdem die allgemeinen Einwirkungen des Fliegens auf den Menschen betrachtet worden sind. —

Empfindungen beim Fliegen und Einwirkungen der Höhe.

Die Eroberung der Luft durch den Menschen ist so neu, daß vielen der Gedanke, sich zum Zwecke der Fortbewegung in einem Zustande schwankenden Gleichgewichtes in die Höhe zu wagen, mit Gefahren umwoben zu sein scheint im Vergleich zu den gewöhnlichen Arten der Fortbewegung auf der Erdoberfläche; und doch muß bei der zunehmenden Sicherheit der Maschinen das Fliegen, wenn überhaupt, als kaum gefahrvoller gelten, als Automobilfahren, besonders in diesen Zeiten der Hast und des sich drängenden Verkehrs bevölkerter Städte. Außer für besonders Vorsichtige ist es wahrscheinlich ebenso gefährlich, belebte Straßen einer Großstadt zu kreuzen als einen Flug zu unternehmen.

Nichtsdestoweniger bleibt die Tatsache bestehen, daß der Mensch, wenn er die leidliche Sicherheit der Erdoberfläche verläßt und sich in die Luft begibt, den Zustand ziemlich stabilen Gleichgewichtes mit einem Zustande vertauscht, der nur insoweit stabil ist, als das Flugzeug befriedigend arbeitet und geschickt geflogen wird. Unglück kann immer eintreten, wenn der Mechanismus des Flugzeuges versagt oder die Flugbewegungen nicht sachgemäß ausgeführt werden.

Dies Bewußtsein spielt eine beträchtliche Rolle bei den Gefühlen, die man während des Fliegens hat.

Bei einem gesunden Individuum von durchschnittlicher Nervenruhe kann die Erwartung eines Fluges von einem gewissen Grad von anfänglicher Ängstlichkeit begleitet sein, aber diese pflegt zu verschwinden, sobald der Flug beginnt; während eines einfachen Fluges an einem ruhigen Tage empfindet ein Durchschnittsmensch Vergnügen und Interesse; der Gedanke an Gefahr tritt dabei in den Hintergrund. Bei einem nervösen Menschen dagegen bleibt der Gedanke an die

Gefahr immer gegenwärtig. Während des Fluges ist er in dauernder Aufregung, ob der Maschine nicht irgend etwas passiert, während ihn die Landschaft nur in so weit interessiert, ob sie die Möglichkeit sicherer Landung darbietet. Was das Fliegen betrifft also, gibt es zwei Klassen von Menschen. Die einen haben bereits nach einigen Flügen Genuß vom Fliegen, die andern werden nie das Gefühl einer drohenden Gefahr los. Das bezieht sich besonders auf die Passagiere. Der Pilot dagegen bekommt in dem Maße, wie er Erfahrungen sammelt, ein Gefühl zunehmender Sicherheit. Er fühlt sich als Meister seiner Maschine und fühlt sich jeder möglichen Situation gewachsen.

Wenn nun auch in normalem Zustande der Pilot den Gedanken an Lebensgefahr bewußt ausschalten kann, verliert er in Zeiten der Überanstrengung die Herrschaft über ihn. Seine Begleiterscheinung, die Angst, kann sich dann vordrängen und die Unmöglichkeit, wieder in seelisches Gleichgewicht zu kommen, kann eine Angstneurose hervorrufen. - Dies erklärt, warum gewisse Piloten im Kriege untauglich wurden.

Beim Fliegen müssen ferner die Wirkungen der *verminderten Sauerstoffspannung* unter dem Einfluß größerer Höhenlagen wie auch die Wirkungen des herabgesetzten Druckes an sich berücksichtigt werden. Etwa ein Fünftel der atmosphärischen Luft, deren Druck auf der Höhe des Meeresspiegels 760 mm beträgt, besteht aus Sauerstoff. Der Partialdruck des Sauerstoffes allein ist daher 760 : 5 = 152 mm Hg. Bei einer Höhe von 5800 m aber beträgt, obgleich die Zusammensetzung der Luft unverändert bleibt, der gesamte athmosphärische Druck nur die Hälfte des normalen. Der Partialdruck des Sauerstoffes beträgt daher ebenfalls nur die Hälfte (= 76 mm Hg). Folglich erhält der Körper (bei gleichbleibender Atmung) nur die Hälfte der gewohnten Menge, tatsächlich sogar noch weniger, da hierbei der Druck des Wasserdampfes noch gar nicht berücksichtigt ist.

Dieses allmähliche Fallen des Partialdruckes des Sauerstoffs macht ein immer tieferes Atemholen notwendig, um die gewohnte Menge an Sauerstoff aufzunehmen, außerdem aber auch eine entsprechende Beschleunigung des Herzschlages, um den Blutumlauf aufrecht zu erhalten.

Für diese Mehrarbeit wird aber in einer Luft, in der der Partialdruck des Sauerstoffes progressiv abnimmt, mehr und mehr Sauerstoff notwendig. So erhöht sich die Anstrengung für den muskulären Mechanismus der Atmung und Zirkulation, eine Anstrengung, die durch die relativ unbewegliche Lage des Piloten an sich schon gesteigert ist. Wenn derartige Anstrengungen nicht über ein gewisses Maß und eine gewisse Dauer hinausgehen, so werden sie vom Körper bereitwillig ertragen, vorausgesetzt, daß die respiratorischen und zirkulatorischen Mechanismen richtig trainiert sind. —

In großen Höhen werden daher alle Hilfsmittel, welche die Respiration und Zirkulation ergiebig machen, mit herangezogen, um den veränderten Bedingungen zu begegnen. Daher ist bei andauernder und wiederholter Anstrengung ein Zusammenbruch des respiratorischen und zirkulatorischen Mechanismus mit Einschluß des Nervensystems zu erwarten, wenn nicht geeignete Maßnahmen ergriffen werden, um den schädlichen Effekt zu mildern.

Dies ist tatsächlich festgestellt worden (4, 34, 43). Beeinträchtigung der Respiration und Zirkulation ist aber nicht der einzige Effekt der Höhe. Eine subtilere und deshalb oft übersehene Gefahr besteht: nämlich ein Nachlassen der Wahrnehmung und der Urteilsfähigkeit neben einer gradweise sich steigernden allgemeinen Muskelschwäche.

Die ersten aeronautischen Experimente über die Wirkungen der Höhe wurden im Luftballon gemacht. Glaisher bemerkte (1862), daß er bei 8000 m

Höhe seine Instrumente, obgleich er sie sehen konnte, nicht abzulesen vermochte. Kurz darauf wurde er an den Händen gelähmt, ebenso sein Assistent, dem es jedoch gelang, das Ventilseil mit den Zähnen zu ziehen. Im Jahre 1875 machten CROCE, SPINELLI und TISSANDIER ihren berühmten Aufstieg, den nur TISSANDIER überlebte. Obgleich sie auf die Notwendigkeit hingewiesen worden waren, Sauerstoff anzuwenden, trat bei allen die Lähmung ein, ehe sie noch die Notwendigkeit erkannten, ihn einzuatmen. TISSANDIER gab einen schriftlichen Bericht seiner Erfahrungen, dem das folgende entnommen ist: „Bei 7500 m Höhe ist der Zustand der Erstarrung, der einen überkommt, erstaunlich; Körper und Geist werden schwächer und schwächer, allmählich und unmerklich. Man empfindet keine Leiden, im Gegenteil fühlt man eine innere Freude. Man denkt nicht an die gefahrvolle Lage; man steigt und freut sich, zu steigen.“ Der Ballon stieg bis zu 8790 m und sank dann herunter.

Der lähmende Einfluß des Sauerstoffmangels auf das Gehirn ist dem vom Alkohol ausgeübten bis zu einem gewissen Grade ähnlich.

Gegenwärtig werden solche Höhen, wie die eben genannten, von den Durchschnittsfliegern nicht verlangt, daher kommen solche extremen Gefahren nicht in Frage. Aber es ist wichtig festzustellen, daß das Abstumpfen der Perzeption und des Urteils schon bei geringeren Höhen beginnt, bei den meisten Menschen in einer Höhe von 3700 bis 4600 m. Der Flieger selbst braucht es nicht zu bemerken, wird auch gewöhnlich dessen nicht gewahr und hat möglicherweise sogar das Gefühl eines gesteigerten Selbstvertrauens (vgl. die Wirkungen des Alkohols auf die Urteilsfähigkeit). Viele Fälle dieses Stumpfwerdens von Perzeption und Urteil werden aus dem Weltkriege berichtet (4, 5).

Folgende Beispiele mögen erwähnt werden:

1. Ein Beobachter, der von einem hohen Erkundungsfluge zurückkam, völlig zufrieden mit sich selbst, fand später, daß er 18 Photographien auf derselben Platte aufgenommen hatte.

2. Ein Pilot, der bei 5800 m feindlichen Luftstreitkräften begegnet, winkte ihnen trotz des Widerspruches seines Beobachters, fröhlich mit der Hand zu, aber unternahm weiter nichts.

Fast alle Piloten bemerken in großen Höhen eine Neigung zum Schlaf; viele haben Schwierigkeiten, ihren Weg zu finden, weil sie wohl fähig sind, den Erdboden zu sehen, aber nicht, ihre Karten zu lesen.

In der Regel werden Nahaufklärer weniger durch die Höhe angegriffen als Fernaufklärer, da sie weniger lange in großer Höhe verweilen. Es ist also wichtig, daß alle Piloten sich klar machen, daß die menschliche Leistungsfähigkeit durch große Höhen ungünstig beeinflußt wird. In großen Höhen, selbst bei noch vorhandener guter Urteilsfähigkeit, nimmt das Sehen, das Hören und das Handeln mehr Zeit in Anspruch.

Die *Abnahme der Muskelkraft* ist augenfälliger. Die meisten Flieger merkten die Schwierigkeit, eine Pumpe zu bedienen, den Maschinengewehrkranz des Beobachters zu drehen, ja selbst den Verschluß der Kamera zu ziehen, wenn es in sehr großen Höhen geschehen mußte. Es muß daher festgestellt werden, daß, obgleich jeder gesunde Mensch gewisse Höhen ohne Sauerstoff ertragen kann (wobei er ein gewisses Unbehagen auszuhalten hat), dennoch, wenn die Höhen beträchtlich sind und der Flug längere Zeit dauert, der Zusammenbruch sicher erfolgen wird. Nur durch geeigneten Gebrauch von Sauerstoff kann er vermieden werden.

Während des Krieges waren alle Flugzeuge, die für längere Bombenflüge und zum Photographieren aus großer Höhe dienten, für alle Fälle mit Sauerstoffapparaten ausgestattet. Bei derartigem Luftdienst ist der Gebrauch von Sauerstoff eine absolute Notwendigkeit, wenn wirklich wertvolle Dienste geleistet werden sollen.

Die Vorteile, die der Gebrauch von Sauerstoff in großen Höhen mit sich bringt, können kurz, wie folgt, zusammengefaßt werden:

a) Er erhält den Mann munter und in einem Zustand, in welchem die Schnelligkeit der Perzeption, die Schärfe des Urteils und die Handlungsfähigkeit ungeschmälert ist.

b) Er gibt dem Mann eine größere Fähigkeit, die Maschine zu kontrollieren.

c) Er bringt die unangenehmen Symptome, Kopfschmerz, Mattigkeit usw. zum Verschwinden, die so häufig bei langen Flügen in großen Höhen beobachtet werden.

d) Er sichert die taktischen Vorteile der Höhe, ohne ihre Nachteile mit sich zu bringen.

e) Er erhält das Herz und die Atmung für eine viel längere Zeit in Tätigkeit und verhindert ihre Überanstrengung.

f) Er trägt dazu bei, den Körper warm zu erhalten.

Seit 1878 ist es bekannt, daß die Hauptursachen der „Bergkrankheit"[1] oder „Höhenkrankheit" aus Mangel an genügender Sauerstoffversorgung des Körpers infolge der Verdünnung der Atemluft entsteht. Versuche in luftverdünnten Kammern sowie solche in großen Höhenlagen, z. B. auf dem Pikes Peak und dem Monte Rosa, haben in diesem Punkt volle Klarheit geschaffen. Was nun das Leben in großen Höhenlagen betrifft, so tritt ein gewisser Grad von körperlicher Akklimatisation nach den ersten Tagen ein, was beim Fliegen nicht der Fall ist. In einem Flugzeug ist die Dauer des Aufenthaltes in großen Höhen unzureichend, um eine Akklimatisation herbeizuführen, abgesehen von einer vorübergehenden Konzentration des Blutplasmas (Corbett und Bazett [4]). Dies wird man verstehen, wenn man sich klar macht, daß ein Mann, der 240 Stunden in einem Jahre fliegt, in Wirklichkeit nur 10 von 365 Tagen Höhenflüge macht und dabei während des Auf- und Absteigens nicht auf den gefährlichen Höhen ist.

Die Wirkungen der großen Höhe wurden hauptsächlich bei den Höhenflügen beobachtet, die im Verlauf des letzten Krieges notwendig wurden. Zu Beginn des Krieges waren solche Flüge eher eine Ausnahme als eine Regel. Bei der gesteigerten Höhe, die die Flugzeuge erreichten, wurde es allmählich ein ganz gewöhnliches Ereignis für hoch fliegende Flugzeuge, sich für mehrere Stunden in einer Höhe von 6100—6700 m ohne Sauerstoff zu halten. Dabei fand man, daß nach einiger Zeit die Piloten und die Beobachter an den Folgen eines verlängerten Aufenthaltes in solchen Höhen zu leiden begannen. In der Luft bestanden die Hauptwirkungen in Hyperpnoe, Muskelschwäche und Herabsetzung der Urteilskraft, gefolgt von großer körperlicher Müdigkeit.

Was die Wirkungen der Herabsetzung des Luftdruckes rein mechanisch betrifft, so erzeugen Änderungen des absoluten Luftdruckes keinen mechanischen Effekt im Körper selbst, da ja die Druckänderung gleichmäßig nach allen Richtungen durch die halbflüssigen Körpergewebe übertragen wird.

Es ist aber die Vermutung aufgestellt worden, daß der Flieger infolge der Herabsetzung des atmosphärischen Druckes einer besonderen Krankheit verfallen könnte, die derjenigen vergleichbar wäre, die bei den Tauchern oder den Arbeitern in komprimierter Luft beobachtet wird (Caissonkrankheit). Wenn ein Mensch einem erhöhten Luftdruck unterworfen wird, so löst sich in den flüssigen Bestandteilen seines Blutes eine beträchtliche Menge Stickstoffe aus der umgebenden Luft auf. Dieses Gas wird durch Druck auf die gleiche Weise hineingetrieben, wie die Kohlensäure in Mineralwasser bei Erzeugung kohlensaurer Getränke. Wenn der Luftdruck vermindert wird, wird der Stickstoff wieder gasförmig und verursacht, wenn die Druckverminderung schnell eintritt, verschiedene Symptome, je nach den Körperteilen, in denen die freiwerdenden Gasbläschen sich ansammeln.

[1] Vgl. Bd. 17 ds. Handbuchs.

Bei flüchtiger Betrachtung könnte man daher vermuten, daß ein Flieger, der einen schnellen Höhenflug ausführt, in anderen Worten, sich einer ziemlich schnellen Verminderung des Druckes der ihn umgebenden Luft aussetzt, dieselben Symptome zeigen würde, wie sie von der Taucherlähmung bekannt sind. Dies ist jedoch nicht der Fall, offenbar deswegen, weil die Druckminderung nicht groß genug ist oder nicht schnell genug eintritt, um einen nennenswerten Gasaustritt aus dem Blut zu bewirken.

Durch Einatmen von Sauerstoff vom Beginn des Versuches an wurde es dem Verfasser möglich, ohne jede schädliche Wirkung in luftverdünnter Kammer eine Höhe zu erreichen, die 13 300 m entspricht. Der Gedanke, daß der Flieger irgendeiner derartigen Krankheit ausgesetzt sei, kann daher bei den Geschwindigkeiten, mit denen vorläufig Flugzeuge steigen können, aufgegeben werden.

Die Wirkungen der Druckherabsetzung, die tatsächlich eintreten, werden durch die entsprechende Ausdehnung der Gase verursacht, die sozusagen im Körper eingeschlossen sind. Dies ist im besonderen bei *den* Gasen der Fall, die in den Nebenhöhlen der Nase und des Nasopharynx und vornehmlich im Mittelohr eingeschlossen sind. Die Änderung des Druckes in diesen Hohlräumen verursacht die Klagen vieler Flieger über Unbehagen oder Kopfschmerzen besonders in der Gegend der Augenbrauen; diese müssen der Druckdifferenz der Luft in den Stirnhöhlen zugeschrieben werden.

Was das Ohr angeht, so bietet der äußere Gehörgang eine weite Passage, durch die die Änderung des Luftdruckes leicht dem Trommelfell übermittelt wird. Auf der anderen Seite bildet die Eustachische Röhre einen engen Durchgang, der in der Norm nur beim Schluckakt offen steht, und daher nicht so bereitwillig die Druckänderung übermittelt. Jede katarrhalische Affektion dieser Tuben kann Schwierigkeiten im Ausgleich des Druckes innerhalb und außerhalb der Paukenhöhle bereiten. Im allgemeinen werden während des Aufstiegs die Ohren unbewußt durch Schlucken „klargemacht", was unter gewöhnlichen Verhältnissen ausreicht, um die Eustachischen Trompeten zu öffnen und den Druck auf beiden Seiten des Trommelfelles auszugleichen.

Gelegentlich kann eine willkürliche gut abgestufte Lufteinblasung, welche grade ausreicht, um die Tube zu öffnen, notwendig werden, um das Gefühl von Druck im Ohr zu beseitigen. Wenn aber infolge einer sehr ausgesprochenen Behinderung in den Eustachischen Röhren *kein* Ausgleich des Druckes stattgefunden hat, dann wird z. B. bei 6100 m der Druck in dem äußeren Gehörgang ungefähr 380 mm Hg betragen, während er im Mittelohr noch 760 mm Hg (Meeresniveau) beträgt; der Überschuß von 380 mm Hg wird dann bestrebt sein, das Trommelfell nach außen zu drängen. Wenn dagegen während des relativ langsamen Aufstiegs zu dieser Höhe ein Druckausgleich stattgefunden hat, aber infolge der Behinderung in der Eustachischen Röhre während eines schnellen Abstiegs ein nur geringer oder kein Druckausgleich eingetreten ist, dann wird beim Erreichen des Erdbodens im äußeren Ohr ein Druck von 760 mm Hg, im Mittelohr ein Druck von 380 mm Hg herrschen, also ein Überdruck auf der Außenseite vorhanden sein, der das Trommelfell schmerzhaft nach innen treibt. Solche *Eintreibung* des Trommelfelles wird manchmal unmittelbar nach der Landung konstatiert, und zwar klagten diese Piloten dann über Taubheit, Unbehagen, Ohrenschmerzen, Kopfschmerzen, Schwindel und Seekrankheitsgefühl. In gewissen Fällen kommt es zu Erbrechen und Ohnmachtsanfällen in der Luft. (Scott [37] auch [46], Koschel [8]). In weniger schweren Fällen erweist eine Untersuchung des Trommelfells häufig eine ausgesprochene Erweiterung der Blutgefäße. Durch Befragen wird gewöhnlich festgestellt, daß die Symptome, über die geklagt werden, während des Abstiegs eingetreten sind, oder unmittel-

bar nach der Landung. In vielen Fällen sind sie der Schwierigkeit zuzuschreiben, den Druck innerhalb und außerhalb der Paukenhöhle auszugleichen. Es ist auch gefunden worden, daß einseitiger Verschluß der Eustachischen Trompeten Schwindel und mangelhafte Koordination in der Luft hervorruft. Somit liegt für den Flieger die Notwendigkeit einer leicht zu bewerkstelligenden Ventilation des Mittelohres unter schnell wechselndem atmosphärischem Druck auf der Hand. Im allgemeinen ist jeder Zustand der Nase oder des Halses, der geeignet ist, einen postnasalen oder pharyngealen Katarrh zu erzeugen, ein wichtiger Faktor für die Verstopfung der Eustachischen Röhre. Anomale Zustände der Nase, des Halses oder der Ohren, welche auf dem Erdboden von geringer Wichtigkeit erscheinen, haben in der Luft eine viel ernstere Bedeutung. Freie nasale Respiration und ein gesunder Zustand der oberen respiratorischen Wege sind notwendig für den Flieger.

Man muß auch bedenken, daß in den größeren Höhen die Luft stetig trockener wird, so daß die Ausführung des Schluckaktes, der für den Ausgleich des Druckes auf beiden Seiten des Trommelfelles notwendig ist, schwieriger werden kann. Der Gebrauch von Kaugummi unterstützt die Absonderung des notwendigen Speichels. Beim Landen sind die ausgetrockneten Schleimhäute anscheinend leichter einer Infektion zugänglich, da man beobachtet hat, daß der Flieger der Infektion der oberen respiratorischen Wege mehr ausgesetzt ist und mehr zur Pyorrhöe neigt als andere. Deshalb sollte er den Rat erhalten, besondere Vorsichtsmaßregeln gegen solche Infektionen zu ergreifen.

Außer den Einwirkungen des Druckes müssen auch die Wirkungen der *Kälte* in der Höhe in Betracht gezogen werden, da Kälte schon an sich sowohl die respiratorischen und zirkulatorischen Mechanismen angreift, als auch Dumpfheit und Müdigkeit hervorzurufen imstande ist.

Die Wirkungen eines verlängerten Fluges sind in der Hauptsache der Kumulierung jener Schädigungen zuzuschreiben, die oben umrissen wurden. Im allgemeinen müssen die Fälle von Zusammenbruch als Fälle von „Ermüdung" und „Asthenie" klassifiziert werden, denn es muß anerkannt werden, daß das Fliegen eine sehr ausgesprochene Anstrengung für den Körper und Geist bedeutet, besonders, wenn die Flüge lange Zeit währen und in großen Höhen ausgeführt werden. Wenn hierzu noch die Anstrengung des offensiven und defensiven Kriegführens kommt, ist es einleuchtend, daß körperlicher Zusammenbruch als Folge von Überanstrengung leicht eintreten kann. Aber die Zeichen und Symptome der Fliegerüberanstrengung sind mannigfaltig und können ebenso auch unabhängig vom Fliegen auftreten. Im vergangenen Krieg sind verschiedene Formen von Fliegerüberanstrengung aufgetreten: allmähliges Abnehmen der Fähigkeit, hoch zu fliegen, respiratorische Störungen, Herzklopfen, dauernder Kopfschmerz und Erschlaffung, sowie Schwindel in der Luft. Im allgemeinen waren Ohnmachten in der Luft und Versagen des Herzens sehr selten. Die Untersuchung ergab verschiedene Formen von respiratorischen, nervösen und Herzstörungen, wie Atembeschwerden bei Anstrengungen, beschleunigter Herzschlag, gesteigerte Reflexe, deutlicher Tremor der Finger und Augenlider und Verlust der neuromuskulären Kontrolle, wie z. B. der Fähigkeit, auf einem Bein zu balancieren. Psychische Symptome, meist in der Form von Angstneurosen, können eintreten oder auch ausbleiben. In vielen Fällen war es schwer zu sagen, ob ein Zusammenbruch den primären Wirkungen des Fliegens oder der nervösen Anstrengung des Luftkriegs überhaupt zuzuschreiben war; Symptome dieser Art zeigten sich ja häufig auch bei solchen Personen, die am aktiven Luftdienst nicht teilgenommen hatten.

Die Fälle sind im allgemeinen in 3 Typen einzuteilen, obgleich manche Fälle die charakteristischen Symptome aller 3 Typen zeigten. Für klinische Zwecke mögen sie in einen respiratorischen, zirkulatorischen und nervösen Typus eingeteilt werden.

Die beiden ersten Typen waren in der Hauptsache dem kumulierten Effekt des Sauerstoffmangels zuzuschreiben. Solche Typen sind auch experimentell bei Gelegenheit von Atmungsversuchen gefunden worden (Schneider [1, 2, 44]) und bei der Dreyerschen Nitrogenmethode (Corbett und Bazett [4]).

Der respiratorische Typus wurde charakterisiert durch die stetige Abnahme der Befähigung zum Höhenflug. Die Ursache war eine Störung der Respiration, frühzeitiges Einsetzen von Dyspnoe oder Cheyne-Stokesschem Atmen, häufig begleitet von einem Gefühl von Schwindel oder Schwäche (was wahrscheinlich der „Acapnie" zuzuschreiben ist, Aggazotti [13]), obwohl wie früher festgestellt, wirkliche Ohnmacht nur selten eintrat. Zeichen sekundärer zirkulatorischer Insuffizienz, wie sie sich in gesteigerter Pulszahl und unregelmäßiger Herztätigkeit infolge von Anstrengung ausdrückten, waren auch vorhanden. In diesen Fällen trat frühzeitiges Versagen ein, gekennzeichnet durch eine große respiratorische Empfindlichkeit infolge Sauerstoffmangels. Bei ihnen wurde eine starke Herabsetzung der Vitalkapazität gefunden, von den normalen 4000 ccm (gleich dem ungefähren Durchschnittswert für einen Flieger berechnet nach Höhe, Gewicht und Brustumfang) auf Werte, die nur 2700—3000 ccm betrugen. Diese Verminderung der respiratorischen Leistung ist, wie der Verfasser nachwies, hauptsächlich der deutlichen Verringerung der Supplementärluft zuzuschreiben, infolge einer Ermüdung der exspiratorischen Muskeln (4).

Beim zirkulatorischen Typus versagte hauptsächlich die vasomotorische Kontrolle der Zirkulation infolge der Wirkung großer Höhen und der Kälte. Cruchet und Moulinier (10, 27, 28) haben auf Fälle dieses Typus hingewiesen, indem sie die Aufmerksamkeit speziell auf die schädlichen Folgen der arteriellen Hypertension lenkten, wie sie besonders bei schnellem Abstieg eintritt. In den Fällen dieses Typus folgt der Periode der arteriellen Hypertension, besonders was den diastolischen Druck betrifft, entweder plötzlich oder allmählich, eine arterielle Hypotension besonders des diastolischen Druckes. In solchen Fällen kann leicht Ohnmacht eintreten. Die arterielle Hypotension, die nach Flügen bei solchen Personen auftritt, führt zu einem intensiven Gefühl von Mattigkeit, das häufig von nervösen Symptomen begleitet ist. Symptome dieser Art sind charakteristisch für Ermüdung infolge physischer Überanstrengung und sind keine Eigentümlichkeit der Luftarbeit. In einigen Fällen bestand zugleich Herzerweiterung mit deutlicher Unregelmäßigkeit des Herzrhythmus. Das hervortretendste Symptom indeß besteht in der Unsicherheit der Vasomotorenkontrolle. Diese zeigt sich in einer deutlichen Zunahme der Pulsfrequenz bei Lageveränderung, nach Körperarbeit, während der 40 mm Hg-Prüfung (s. später) und durch die große Unbeständigkeit des arteriellen Druckes unter den genannten Bedingungen.

Der nervöse Typus ist meist der seelischen Überanstrengung des Kriegsdienstes in der Luft zuzuschreiben — besonders infolge wiederholter Angriffe auf die feindlichen Luftstreitkräfte oder infolge des Abwehrfeuers. Er stellte sich besonders leicht bei den Beobachtern in Fesselballons ein, die häufig brennend herabgeschossen wurden. Es gibt keine spezielle Neurose, die dem Luftdienst zugeschrieben werden müßte. Die Symptome sind die gleichen, die für die Angstneurose auf jedem andern Lebensgebiete charakteristisch sind. Subjektiv äußerte sie sich häufig in Schlaflosigkeit, psychischer Erregbarkeit, in Depressionen und unruhigen Träumen, die mit der Beschäftigung des Tages in Beziehung stehen,

ferner in Beeinträchtigung des Gedächtnisses und der Fähigkeit, sich zu konzentrieren. Im Zusammenhang damit standen objektive Symptome nervöser Labilität, wie Steigerung der Patellarreflexe und anderer Reflexe, deutlicher Tremor und unsichere nervöse Kontrolle der Atmung und Zirkulation mit daraus folgender mangelhafter physischer Leistungsfähigkeit.

Die sog. Fliegerasthenie ist von einigen Autoritäten in der Hauptsache einer Insuffizienz der *Nebenniere* zugeschrieben worden — eine Deutung, die gewiß die Erklärung der Erscheinungen und Symptome in gewissen Fällen erleichtert. Von andern, so besonders von Ferry (30) ist großes Gewicht auf eine Insuffizienz der *Nieren* gelegt worden, welche, wie vermutet, dem Verweilen in großen Höhen zu folgen pflegt. Infolge der Anoxyhämie trete eine ungenügende Oxydation der Produkte des Stoffwechsels der Körperzellen ein. Diese Stoffe wirken auf die Nieren, indem sie ihre Funktion behindern und eine verringerte Abgabe von Urin verursachen. Infolgedessen trete eine Retention von stickstoffhaltigen Substanzen und von Salzen im Körper ein, und weiterhin eine Autointoxikation, welche die verschiedenen Symptome der sog. „Höhenkrankheit" hervorruft (12).

Aus dem Gesagten läßt sich ersehen, daß die ärztlichen Maßregeln, die in bezug auf das Fliegen ergriffen werden müssen, folgende sind:

a) eine sorgfältige Auswahl der Flieger,

b) eine wirkungsvolle Fürsorge für die Ausgewählten.

Im allgemeinen ist die Richtschnur für die sorgfältige Auswahl dargelegt worden. Die dringende Notwendigkeit nervöser Stabilität, ausreichender Respiration und guter Zirkulation ist gezeigt worden. Die Aufmerksamkeit ist ferner auf den wichtigen Anteil, der dem Gesichtssinn zufällt, gelenkt worden, wie auch auf den Gesundheitszustand des Ohres und der oberen Luftwege.

In gewissen Ländern, besonders in den Vereinigten Staaten von Amerika (1, 2) wurde anfangs den vermuteten „moto-sensorischen Funktionen" des Vestibularapparates großes Gewicht beigelegt (39, 3, 13). Man nahm an, daß der Erfolg oder Mißerfolg der Kandidaten für den Flugdienst in weitgehendem Maße von ihm abhinge. Die Empfindlichkeit des Vestibularapparates wurde mit Hilfe der Prüfung untersucht. Infolge von Spezialuntersuchungen an geeigneten Fliegern wurde in Großbritannien diesen Prüfungen keine so große Wichtigkeit beigelegt (Scott). Im allgemeinen werden hier Rotationsprüfungen nur dann angewendet, wenn der Kandidat angibt, an Schwindel und an Seekrankheit im Eisenbahnzuge oder auf der Schaukel zu leiden, Erscheinungen, die auf eine übermäßige Empfindlichkeit des Vestibularapparates hinweisen.

Der Verfasser benutzte die Stabilität der nervösen Kontrolle des Kreislaufs als Kriterium an allen Personen, von denen er annimmt, daß sie

1. in der Luft unter Schwindel leiden, besonders beim Kunstflug,

2. in größeren Höhen eine Neigung zu Ohnmachtsanfällen zeigen,

3. bei der Aufforderung, Kunstflüge vorzuführen, ängstlich werden.

Die Versuchsperson muß sich auf den rotierenden Stuhl setzen und das Wesentliche des Versuches wird ihr erklärt. Sie sitzt, mit offenen Augen, wie in einem Flugzeug. Die Pulsfrequenz wird gezählt und der systolische und diastolische Blutdruck werden gemessen. Dann wird die Versuchsperson einer rotierenden Bewegung von 10 Drehungen in 20 Sekunden ausgesetzt. Sofort nach dem Versuch werden Pulsfrequenz und Blutdrucke wieder festgestellt. In einigen Fällen wird auch die Wirkung auf die Augenmuskeln geprüft.

Die hauptsächlichsten Ergebnisse kann man wie folgt zusammenfassen:

1. Bei geeigneten Piloten, besonders denen, die im Kunstflug ausgebildet sind, übt die Rotation nur geringe Wirkung auf Puls und Blutdruck aus.

2. Wenn die Versuchsperson zu Schwindel, Übelkeit oder Erbrechen neigt, wird die Rotation eine merkliche Steigerung der Pulsfrequenz und des systolischen und diastolischen Blutdruckes hervorrufen.

3. Bei Personen, die zu Ohnmachtsanfällen neigen, tritt, durch die Rotation, eine ganz charakteristische Abnahme des diastolischen Blutdrucks ein.

4. Bei stark nervösen Personen, die leicht zu einer Angstneurose neigen, wird man schon vor der Rotation eine antizipierende Steigerung des Pulses und des systolischen Blutdrucks feststellen können, die durch die Rotation wenig oder gar nicht gesteigert wird.

5. Die Praxis hat ergeben, daß manche abnormen Personen in der Weise reagieren, daß sie die unter Punkt 2, 3 oder 4 geschilderten Erscheinungen vereint zeigen.

Das Hauptkennzeichen jedoch ist, daß der wirklich geeignete Pilot in seinen Reaktionen relativ stabil ist. Dieser Versuch ermöglicht wertvolle Informationen bezüglich der Eignung zum Fliegen, und er kann vorteilhaft angewendet werden, wenn Zweifel hinsichtlich solcher Eignung bestehen (Angaben in der Vorgeschichte, daß die Versuchsperson im Zuge, Karussell, Schaukel usw. unter Seekrankheit leidet usw.).

Wenn nötig, wird auch der Effekt der Rotation auf die Koordination der Augenbewegungen untersucht. Es zeigt sich, daß dieselbe bei guten Kunstfliegern nicht nennenswert beeinflußt wird, während sich bei Menschen, die unter Schwindel und Übelkeit leiden, starke Störungen geltend machen.

Anfangs wurde überhaupt keine besondere Prüfung der Luftdienstfähigkeit angestellt, aber schon bald während des Krieges sammelten die den Geschwadern beigegebenen Offiziere des Sanitätsdienstes eine Menge von Erfahrungen, die bewiesen, daß spezielle Prüfungen notwendig wären. Sie sahen immer wieder Piloten, die am Zusammenbrechen oder tatsächlich zusammengebrochen waren, aus Ursachen, deren Vorhandensein ihre Zulassung zum Luftdienst hätte ausschließen müssen (5, 8).

Außer Störungen des Sehvermögens, Otitis media und Verstopfung der Eustachischen Röhre, wurden zahlreiche Fälle großer nervöser Unbeständigkeit unter den untauglichen Offizieren beobachtet, die man niemals zum Dienst zugelassen hätte, wenn man ihnen bei einer ärztlichen Prüfung Einzelheiten aus ihrem Vorleben herausgelockt hätte. Bei der Auswahl des Flugpersonals kann die Wichtigkeit des Vorlebens des Kandidaten gar nicht überschätzt werden.

Heutzutage sollten Kandidaten sowohl für den militärischen wie für den zivilen Luftdienst folgendem unterworfen werden:

1. Einer ärztlichen Untersuchung, die außer der Messung von Größe und Gewicht Beobachtungen einschließt über irgendwelche vorhandenen anatomischen Abweichungen, sowohl kongenitaler Art, wie auch als Folgeerscheinungen von Schädigungen oder Krankheiten, die möglicherweise die Leistungsfähigkeit des Individuums herabsetzen.

2. Einer ärztlichen Aufnahme der Vorgeschichte, die Fragen enthält in bezug auf den früheren Beruf, Familie und die persönliche Gesundheitsgeschichte, ferner einer Untersuchung der verschiedenen Organsysteme, einschließlich einer speziellen Prüfung der Leistungsfähigkeit für das Fliegen.

3. Einer Untersuchung der Augen, die sowohl auf normale Sehschärfe achtet, als auch auf gut ausbalancierte Augenmuskeln und normale Farbentüchtigkeit.

4. Einer Untersuchung von Ohren, Nase, Hals und Mundhöhle, einschließlich Hörprüfungen, ferner der Durchgängigkeit der Eustachischen Trompeten, und, wenn es notwendig erscheint, der Erregbarkeit des Labyrinthes.

Neben der Aufdeckung von Krankheiten ist es wichtig, die physiologische Leistungsfähigkeit des Prüflings abzuschätzen. Über die zu stellenden Anforderungen und Prüfungen soll im folgenden die Rede sein.

Respiratorische Leistung.

Zum erfolgreichen Fliegen muß man außer gesunden Lungen eine angemessene Vitalkapazität aufweisen, obwohl diese allein noch nicht notwendigerweise ein Zeichen dafür ist, daß die Atemanstrengung beim Fluge gut ertragen wird. Wie

von einem kraftvollen Inspirationsvermögen hängt viel von einem ausgiebigen Exspirationsvermögen ab, da, wie bereits angeführt, der Beweis erbracht worden ist, daß man infolge von Austrengung dazu neigt, eher nach der exspiratorischen wie nach der inspiratorischen Seite hin nachzulassen. Die Vitalkapazität wird geprüft durch das Spirometer und eingeschätzt entsprechend der gesamten Körperlänge, der Länge des Rumpfes mit Kopf, dem Gewicht und dem Brustumfang des Individuums. Bedeutende Meinungsverschiedenheiten bestehen jedoch unter den verschiedenen Autoritäten betreffs der normalen Vitalkapazität. Im allgemeinen geben Hutchinsons Originalwerte einen zuverlässigen Anhalt. Andere Prüfungen, wie z. B. über die exspiratorische Kraft und über die Zeitdauer, in der eine Quecksilbersäule auf 40 mm gehalten werden kann (dosierter Valsalvascher Versuch), dienen zur Schätzung der respiratorischen Suffizienz.

Zirkulatorische Leistung.

Was die zirkulatorische Leistungsfähigkeit für das Fliegen betrifft, so muß ein Individuum außer einem vom klinischen Gesichtspunkt aus normalen Herzen auch im Besitz einer voll leistungsfähigen Zirkulation sein, die Anstrengungen gewachsen ist. Zur Beurteilung dieser Leistungsfähigkeit wird die Aufmerksamkeit besonders auf den Puls und den Blutdruck zu lenken sein. Für den Flugdienst geeignet ist ein Individuum, das im Durchschnitt eine Pulsfrequenz von ungefähr 72 Pulsschlägen in der Minute hat, die nach Muskelarbeit nicht ungebührlich zunimmt und nach Aufhören der Bewegung sich schnell wieder auf die Norm einstellt. Eine Pulszahl von 96 und darüber ist häufig das Zeichen einer nervösen Reizbarkeit, besonders wenn eine entsprechende respiratorische Arhythmie dazu kommt. Allgemein gesprochen sind solche Personen nicht geeignet für schwierige Flugaufgaben; wenn sie solche überstanden haben, brechen sie oft zusammen. Bei einem erfolgreichen Flieger beträgt der Unterschied zwischen systolischem und diastolischem Druck, d. h. der Pulsdruck nicht mehr als 40 bis 50 mm Hg. Wenn bei einer Person von 20—30 Jahren, ohne irgendwelche Zeichen von Krankheit, der systolische und diastolische Druck ungebührlich hoch sind, und der Pulsdruck 50 mm Hg übersteigt, z. B. S. D. = 160, D. D. = 104, P. D. = 56, so darf mit Recht angenommen werden, daß das Individuum ein nervöses Temperament besitzt und wahrscheinlich den großen physischen und seelischen Anstrengungen des Fliegens nicht gewachsen ist. So zeigte es sich während des Krieges, daß solche Individuen nach wenigen Stunden versagten, wenn sie den Befehl erhielten, die feindlichen Linien zu überfliegen.

Ein diastolischer Druck von unter 70 mm Hg verbunden mit einem Pulsdruck von mehr als 50 mm Hg weist auf einen Mangel an physischer Kraft für den Flugdienst hin, da solche Personen besonders leicht Ohnmachtsanfällen beim Fliegen in großer Höhe ausgesetzt sind. —

Bei Leuten mit niedrigem diastolischem Druck wird angenommen, daß ein mitbestimmender Faktor von großer Wichtigkeit in einer Überfüllung der großen Venen im Bauch zu suchen sei; mit anderen Worten, das Individuum hat zuviel Blut auf der venösen Seite des Kreislaufes und zu wenig auf der arteriellen. Infolgedessen bleibt, obwohl bei jedem Herzschlag der systolische Druck in den Arterien die normale Höhe von 120—130 mm Hg erreicht, die hinausgeworfene Blutmenge unzureichend, um den entsprechenden diastolischen Druck festzuhalten. Die Reaktion des Pulses, welche bei einem Menschen eintritt, während er eine Quecksilbersäule nach einer vollen Exspiration und vollen Inspiration, auf 40 mm hält, leistet gute Dienste, um solche abdominalen Stauungen zu erkennen (7).

Wenn dieser Versuch bis zu einem noch erträglichen Grade von Unbehagen durchgeführt wird, dann zeigt sich bei einem geeigneten Individuum während einer Periode von 50—60 Sekunden keine oder nur geringe Änderung des Anfangspulses, und die arteriellen Drucke steigen nur wenig (um 30—40 mm Hg auf 160—170 mm Hg). Bei weniger geeigneten dagegen zeigt der Vergleich bei solchen Versuchen, daß die arteriellen Drucke schneller und zu einer größeren Höhe ansteigen (z. B. bis zu 180—200 mm Hg), während zugleich die Pulszahl schnell zunimmt (bis zu 120—130 in der Minute). Diese Steigerung wird festgehalten, wenn die totale Druckerhöhung nicht abnorm hoch ist; aber es folgt ihr ein deutlicher und oft plötzlicher Fall der Pulszahl, wenn der arterielle Druck bis zu einem gewissen hohen Punkt gesteigert wird, z. B. 220—240 mm Hg. Dieser Punkt scheint für jedes Individuum konstant zu sein.

Die notwendige abdominale Anstrengung, um eine Quecksilbersäule auf gleicher Höhe zu halten, steigert den intraabdominalen Druck. Bei Menschen mit Neigung zu abdominaler Stauung treibt dieser Druck das Blut vorwärts zum rechten Herzen und verursacht dabei eine Erhöhung der Herzschläge zugleich mit einem früh sich zeigenden Steigen des arteriellen Druckes. Bei Individuen, bei denen diese Stauung ungebührlich groß ist, wird der systolische Druck derart gesteigert, daß, folgend auf die Beschleunigung des Herzschlags (durch die erhöhte Versorgung des Herzens mit Blut), nun auf dem Reflexwege durch die Wirkung des Vagus eine deutliche Verlangsamung des Herzschlages hinzukommt, in der Hauptsache hervorgerufen durch die Reizung der Endigungen der depressorischen Nerven im Aortenbogen.

Gewisse Personen stellen eine Kombination dieser Resultate hinsichtlich der Werte der arteriellen Drucke dar; sie haben nämlich einen hohen systolischen und einen niederen diastolischen Druck, z. B. S. D. = 150, D. D. = 60, P. D. = 90. Solche Individuen sind, wie die Erfahrung lehrt, „hochgespannt" hinsichtlich ihrer nervösen Beständigkeit und deutlich unzulänglich, was die physischen Kräfte betrifft.

Daher kann gesagt werden, daß ein erfolgreicher Flieger folgende Eigenschaften besitzen sollte:

1. Ein normales widerstandsfähiges Herz, das ungefähr 72 mal in der Minute schlägt, das seine Pulsfrequenz nach Muskelarbeit nicht ungebührlich erhöht und schnell zu seinem normalen und gleichmäßigen Rhythmus zurückkehrt.

2. Ein Pulsdruck von 40—50 mm Hg, verbunden mit einem gut behaupteten diastolischen Druck (von ungefähr 80—90 mm Hg).

3. Fehlen einer abdominalen Stauung im venösen Reservoir, hervorgerufen durch die Wirkung der Schwerkraft auf den Kreislauf, welcher der mangelhafte Tonus im abdominalen Muskelgürtel nicht genügend Widerstand leistet.

Nervöse Leistung.

Was das Zentralnervensystem betrifft, so sei festgestellt, daß die physische Leistungsfähigkeit für das Fliegen in Verbindung steht mit der Widerstandskraft jener Zentren, die die Atmung und den Kreislauf kontrollieren. Das Verschwinden dieser Widerstandskraft ist eines der ersten, vielleicht das erste Zeichen, für das Abweichen der wirklichen physischen Eignung. Es ist deshalb ein Zeichen von ganz außerordentlichem Werte. Es zeigt sich gleicherweise bei denjenigen, die nicht in Form, und denen, die erschöpft sind, häufig auch bei denjenigen, die an einer leichten Infektion leiden, wie z. B. an einer gewöhnlichen Erkältung. Es ist besonders deutlich in Fällen von Schwäche nach einer Krankheit — speziell in Fällen von nervöser Erschöpfung. In vielen Fällen von Psycho-

neurose gibt der Grad der Widerstandsfähigkeit der tieferen Kontrollzentren einen wertvollen Führer für die Art der Behandlung ab, welche unter diesen Bedingungen anzuwenden ist. Man hat nämlich gefunden, daß in vielen Fällen von Psychoneurose, die infolge von anstrengendem Fliegen auftrat, die erste Ursache des Versagens eher in den niederen als in den höheren Zentren lag. In solchen Fällen ist im frühen Stadium zeitweilige Ruhe oder leichte Bewegung alles was notwendig ist, um die volle psychische Leistungsfähigkeit wieder herzustellen. Frühzeitiges Erkennen des Zustandes bildet das Wesen einer erfolgreichen vorbeugenden Behandlung, da in einem späteren Stadium eine ausgedehnte Psychotherapie notwendig wird.

Außer der dauernden Regelung des Kreislaufs und der Atmung spielt das allgemeine nervöse Gleichgewicht eine große Rolle im Hinblick auf die körperliche Ausdauer. Bei der klinischen Untersuchung muß besondere Aufmerksamkeit darauf gerichtet werden, das Vorhandensein eines solchen Gleichgewichts festzustellen, speziell ist auf den Zustand der Reflexe und auf die An- oder Abwesenheit von Tremor zu achten. So liefert das Zittern bei den Fliegern den Beweis für einen ungeregelten funktionellen Zustand (Head 4). Zittern der Augenlider allein ist gewöhnlich ein Zeichen einer hochgespannten Disposition oder die Folge einer unbedenklichen Übermüdung, z. B. bei Überarbeitung oder Anstrengung in der Berufsarbeit. Zittern der Finger weist dagegen auf eine übermäßige Neigung zu Tabak und Alkohol hin.

In bezug auf den Patellarreflex ist eine sog. „Reflexhaftigkeit" an sich nicht notwendig, ein Hinweis auf nervöse Reizbarkeit aber, ein häufig als „übertriebener Patellarreflex" bezeichneter Zustand, weist auf den Verlust der allgemeinen Beherrschung hin und hat nichts mit den Sehnenreflexen an sich zu tun. Der „übertriebene Patellarreflexstoß" ist in Wahrheit eine unkontrollierte Reaktion auf einen leichten Schlag und man wird bei der gleichen Person ein Auffahren nach einem plötzlichen Geräusch beobachten können. Diese „allgemeine Reaktion" auf einen Schlag aufs Knie ist ein wertvolles Zeichen für den Verlust der Beherrschung, aber birgt keinen Hinweis auf den Zustand der tiefen Reflexe. Sie ist gewöhnlich mit einem Angstzustand bewußter oder unbewußter Natur verbunden (4).

Die Prüfungen der Fähigkeit, bei geschlossenen Augen auf einem Fuße zu stehen, ein auf einem flachen Brett stehendes Metallstäbchen balancierend in Schulterhöhe zu bringen, werfen eher ein Licht auf die zentrale Kontrolle, als daß sie über den „Muskelsinn" oder den Zustand des Vestibularapparates etwas aussagen; Versager dabei geben daher einen Hinweis auf eine mangelhafte zentrale Kontrolle. —

Diese Versuche sind daher von Nutzen, um Zustände von Erschöpfung, Überanstrengung, Schlaflosigkeit und andere neuropathische und psychopathische Zustände in einem frühen Stadium zu entdecken. In fast allen Fällen wird man in ihrer Begleitung Mangel an nervöser Kontrolle über Atmung und Kreislauf finden, der dadurch, wie bereits gezeigt wurde, in vielen Fällen zum Zusammenbruch der höheren Zentren führt.

Nach der Zulassung zum Flugdienst hängt viel von der sorgfältigen Überwachung durch den Kontrollarzt ab. Wie in anderen Zweigen des ärztlichen Berufs beruht der Erfolg des Arztes in dieser Hinsicht hauptsächlich auf seiner eigenen geistigen Eignung und seiner Hingabe an seine Arbeit. — Für den überwachenden Arzt sind die Flieger, die ihm anvertraut sind, wie menschliche Maschinen, und es ist seine Pflicht, sie so weit als möglich in gutem Zustand zu erhalten. Er soll sie von Zeit zu Zeit „überholen", so daß er sagen kann, ob sie noch vollkommen leistungsfähig sind oder Zeichen von Überanstrengung

aufweisen; in letzterem Falle muß er die notwendigen Maßregeln ergreifen, um ein Unglück zu verhüten.

Man muß sich stets vergegenwärtigen, daß eine gewisse Zahl von Piloten Gefahr läuft, das Vertrauen zu ihrer eigenen Fähigkeit zum Fliegen zu verlieren, besonders infolge der Anstrengung beim Schulen oder eines längerwährenden Luftdienstes. — Die ersten Symptome solcher Angstneurosen werden am besten von einem Arzt festgestellt, der jeden seiner Piloten persönlich kennt. So kann man während der Zeit des Schulens manches Wichtige aus einer ruhigen Plauderei mit dem jungen Piloten entnehmen, wenn sich das Gespräch auf seine Empfindungen richtet, die er beim einfachen Flug mit dem Lehrer am Doppelsteuer oder beim ersten Kunstflug hatte. Die geistige Anstrengung des ersten Einzelfluges muß man sich dabei immer vergegenwärtigen. —

Regelmäßige ärztliche Untersuchung wird auch zeigen, wann Ermüdung eintritt und, wenn diese festgestellt ist, können geeignete Schritte zur Milderung oder Verhütung ergriffen werden.

Es wurde schon von der großen Bedeutung der Anwendung von Sauerstoff für Flüge in größeren Höhen oder von langer Dauer gesprochen, ebenso von dem großen Wert von Sport und Spiel, um die Flugtüchtigkeit und Ausdauer der Flieger zu fördern. Zu der Beaufsichtigung des Fliegers gehört auch, daß die Ärzte von Zeit zu Zeit auf die üblen Folgen von übertriebenem Rauchen und Alkoholgenuß hinweisen.

Die Intensität der Kälte wechselt mit der Jahreszeit und der erreichten Höhe; sie wird gesteigert durch die Schnelligkeit der Maschine. Um einen größeren Verlust an Körperwärme beim Fliegen zu vermeiden, wurden besondere Anzüge konstruiert, deren Hauptwert darin besteht, den Körper mit Schichten von warmer Luft zu umgeben. Besondere Aufmerksamkeit muß auf den Schutz von Gesicht, Händen und Augen gerichtet werden. In bezug auf die Diät sollten gaserzeugende Speisen am besten vermieden werden, da die Höhe eine Ausdehnung der Gase in den Eingeweiden verursacht. Aber in der Praxis ist es für den gesunden Menschen nicht nötig, sich um die Zusammenstellung seiner Kost zuviel Sorge zu machen. Es ist nur wichtig, daß man niemals mit leerem Magen fliegt.

Vor einem langen Fluge ist es ratsam, nicht zu viel Flüssigkeit zu sich zu nehmen. So wird der Drang zu urinieren während der Fahrt verhütet.

Wenn eine Ermüdung des Fliegers eintritt, ist die angemessene Behandlung die gleiche, wie wenn die Überanstrengung bei irgendeiner anderen Beschäftigung eingetreten wäre. Je nach seinen Hauptsymptomen soll der Patient zur Behandlung einer Angstneurose den Nervenarzt oder bei respiratorischen und zirkulatorischen Störungen dem inneren Mediziner überwiesen werden. Aber es muß immer bedacht werden bei der ärztlichen Beaufsichtigung eines Fliegers: „Vorsicht ist besser als Nachsicht."

Meinem verehrten Freund und Kollegen Dr. med. Dr. phil. Ernst Koschel sage ich meinen herzlichen Dank für die Hilfe, die er mir bei der Korrektur der Arbeit geleistet hat.

4. Bewegungsstörungen beim Menschen.

Störungen der Haltung und Bewegungen bei Labyrintherkrankungen.

(Hauptergebnisse der neueren Untersuchungsmethoden, Zeigeversuche usw.)

Von

Karl Grahe

Frankfurt a. M.

Zusammenfassende Darstellungen.

Bárány, R.: Physiologie und Pathologie des Bogengangsapparates. Wien 1906. — Bárány u. Wittmaack: Funktionelle Prüfung des Vestibularapparates. Ref. gehalten in der dtsch. otol. Ges. Jena 1911, S. 37. — Brunner, H.: Allgemeine Symptomatologie der Erkrankungen des Nervus vestibularis, seines peripheren und zentralen Ausbreitungsgebietes. Handb. d. Neurol. d. Ohres von Alexander-Marburg **1**, 939. Berlin-Wien 1924. — Ruttin, F.: Funktionsprüfung des Vestibularapparates. Handb. d. Hals-Nasen-Ohrenheilk. **6**, 995. Berlin-München 1926.

Einleitung.

Bei der Darstellung der normalen Physiologie des menschlichen Vestibularapparates (Bd. 11, S. 909ff.) haben wir hervorgehoben, daß es uns nur zum Teil möglich ist, beim normalen Menschen Reaktionen als Funktionen der Vestibularapparate zu erkennen, da nicht nur die Vestibularapparate allein als Gleichgewichtsorgane in Frage kommen, sondern optische, sensible und andere Reize zu gleichen subjektiven und objektiven Reaktionen führen können.

Die Schwierigkeit, das pathologische Geschehen der Vestibularapparate zu analysieren, ist ungleich größer. Denn alle das Gleichgewicht regulierenden Apparate stehen in so engen Wechselbeziehungen, daß Störungen in der Funktion eines derselben, z. B. eines Labyrinthes, eine Fülle von Funktionsänderungen der anderen Apparate hervorrufen, so daß der Anteil des Einzelapparates dabei nur schwer zu erkennen ist (Ausfallsdekompensationserscheinungen nach Wittmaack[1]).

Eine weitere Erschwerung liegt darin, daß wir zwar beim Menschen, seitdem die Vestibularuntersuchung in den klinischen Untersuchungsgang durch Bárány im Jahre 1905/06 eingeführt wurde, eine verwirrende Fülle von pathologischen Beobachtungen vor uns haben, daß aber uns die Analogie einer Tierpathologie, in der eigentlich allein eine exakte Differenzierung der verwickelten Reflexe möglich ist, häufig fehlt.

So sind wir im folgenden oft mehr auf klinische Beobachtungen als auf pathologisch-physiologische Feststellungen angewiesen.

---

[1] Bárány u. Wittmaack: Funktionelle Prüfung des Vestibularapparates. Ref. gehalten in der Dtsch. otol. Ges. Jena 1911, S. 37.

Deshalb dürfte es ratsam erscheinen, bevor wir auf die pathologischen Funktionen des Vestibularapparates eingehen, kurz den klinischen Untersuchungsgang darzustellen, wie er sich aus den zahlreichen im normalen Teil angeführten Reaktionen herausgebildet hat, so wie er an der Frankfurter Universitäts-Ohren-, Hals-, Nasenklinik üblich ist.

I. Die klinische Untersuchung des Vestibularapparates.

Spontansymptome.

Wir beginnen mit den *subjektiven* Spontansymptomen.

Der Schwindel kommt von diesen als pathognomisch in Betracht.

Wir haben schon angeführt (Bd. 11, S. 912), daß als Schwindel nicht nur Störungen des Körpergleichgewichts, sondern auch vorübergehende Anfälle von Bewußtlosigkeit, Schwarzwerden vor den Augen u. ähnl. bezeichnet werden. Auch bei den Störungen des Körpergleichgewichts glauben wir uns nur dann berechtigt von Schwindel zu sprechen, wenn zu dem Bewußtwerden statischer Empfindungen (das KOBRAK[1] allein schon als Schwindel bezeichnet) eine Komponente des Verwirrtseins (ABELS[2]), peinlicher Verwirrung (WOLLENBERG[3]), Trübung des statischen Bewußtseins (EWALD[3]), ein Gefühl der Benommenheit (BÁRÁNY[4]) hinzukommt. Diese Verwirrung tritt auf bei Inkongruenz der von den verschiedenen Sinnesorganen gelieferten statischen Empfindungen oder wenn die objektive Gleichgewichtsstörung so stark wird, daß die ausgelösten Reaktionen das Körpergleichgewicht nicht mehr zu halten vermögen (vgl. auch PÜTTER[5]).

Während unregelmäßiges Hin- und Herschwanken der Umgebung, Flimmern und Schwarzwerden vor den Augen nicht vestibular bedingt zu sein brauchen, ist pathognomonisch für den Labyrinthschwindel solcher mit ausgesprochen gerichteten Bewegungsvorstellungen des eigenen Körpers bzw. der Umgebung (systematischer Schwindel nach HITZIG) in Form von Drehbewegungen (Augenschwindel), Propulsion und Lateropulsion (Tastschwindel nach BRUNNER[6]) — Empfindungen, wie wir sie von der experimentellen Vestibularisreizung her kennen.

Pathologisch ist der Schwindel, wenn er ohne äußere Veranlassung auftritt oder schon auf geringe äußere Reize (physiologische Körperbewegungen und -lagen), die unter normalen Umständen wohl Bewegungs- und Lageempfindungen, aber keinen Schwindel auslösen.

Übelkeit und Erbrechen treten als vegetative Störungen bei stärkeren Vestibularerregungen auf. Sie sind als pathologisch für das Labyrinth nur zu betrachten, wenn sie wie der Schwindel spontan einsetzen oder durch geringe Reize ausgelöst werden; pathognomonisch sind sie nur im Zusammenhange mit vestibularem Schwindel, evtl. im Verein mit Hörstörungen.

Von den *objektiven* Symptomen prüfen wir auf **Spontannystagmus,** indem wir den Kranken auf unseren ca. $^3/_4$ m entfernt gehaltenen Finger blicken lassen. Wir führen so die Augen in Endstellung rechts, Endstellung links, nach oben und unten.

---

[1] KOBRAK, F.: Über klinische Ergebnisse der Untersuchungen des Innenohres auf Grund der neueren Vestibularisprüfungen. (Weitere Untersuchungen über die statischen Funktionen des menschlichen Körpers.) Passow-Schaefers Beitr. **20**, 1 (1923) — Über das Problem des Schwindels. (Physiologie, Symptomatologie, Diagnose, Therapie.) Klin. Wschr. **3**, 197 (1924).

[2] ABELS, H.: Über Nachempfindungen im Gebiete des kinästhetischen und statischen Sinnes. Z. Psychol. **43**, 268 (1907).

[3] HITZIG, EWALD u. WOLLENBERG: Der Schwindel. Nothnagels Handb., 2. Aufl. Wien u. Leipzig 1911.

[4] BÁRÁNY, R., vgl. LEIDLER: Der Schwindel. Handb. d. Neurol. d. Ohres von ALEXANDER-MARBURG, S. 553. Berlin-Wien 1924.

[5] PÜTTER, A., zitiert nach LEIDLER.

[6] BRUNNER, A.: Allgemeine Symptomatologie der Erkrankungen des Nervus vestibularis usw. Handb. d. Neurol. d. Ohres von ALEXANDER-MARBURG, **1**, 939. Berlin-Wien 1924.

Ist der Nystagmus nur sichtbar bei Blick in Richtung der schnellen Komponente, so bezeichnen wir ihn als I. Grades, ist er auch in Mittelstellung vorhanden, als II. Grades, sehen wir ihn auch in der entgegengesetzten Endstellung, so sprechen wir von Nystagmus III. Grades (Alexander).

Spontannystagmus kann aus verschiedenen Ursachen zustande kommen. Nach Kestenbaum[1] ist er als abnormer Ablauf normaler Reflexe aufzufassen. Kestenbaum unterscheidet drei Arten:

1. den Einstellungsnystagmus bei Störungen des Einstellmechanismus (willkürliche Seitenbewegung der Augen, willkürliche Einstellung auf einen Körper, reflektorischer Einstellmechanismus);

2. den Fixationsnystagmus bei Störung des Fixationsreflexes, der geringfügige Abirrungen des Netzhautbildes von der Fovea verhindert;

3. den vestibularen Nystagmus.

Der Spontannystagmus kann also auch auf nichtlabyrinthären Einflüssen beruhen. Der labyrinthär bedingte weist keine besonderen Kennzeichen gegenüber dem nicht labyrinthären auf, abgesehen davon, daß er stets als Rucknystagmus auftritt. Im übrigen kommen alle Arten von Nystagmus durch vestibulare Einflüsse zustande (vgl. Bd. 11, S. 925).

Wir unterscheiden in bezug auf die Intensität grob-, mittel- und feinschlägigen Nystagmus, bezüglich der Frequenz lebhaften und langsamen Nystagmus, ohne daß es uns bisher möglich ist, wesentliche Schlüsse aus diesen Unterschieden zu ziehen.

Als *Fehlerquelle* ist zu beachten, daß nach längerem Blick in einer Endstellung nicht nur Nystagmus in dieser Richtung (Uffenorde[2]), sondern auch bei Blick geradeaus oder in entgegengesetzter Richtung einsetzt (Nylén[3]). Bei erneutem Wechsel der Blickrichtung in die ursprüngliche Endstellung kann dann sofort Nystagmus vorhanden sein. Eine weitere Fehlerquelle kann darin liegen, daß man den zu fixierenden Finger zu nahe hält.

Unter Umständen ist bei geöffneten Augen kein Nystagmus zu sehen, weil Fixation den Nystagmus hemmt (Nasiell[4]). Dann können wir oft den Nystagmus durch die geschlossenen Augenlider fühlen (Grahe[5]) oder hinter der Konvexbrille mit Innenbeleuchtung (Frenzel[6]) nachweisen.

Zur Erkennung tonischer Veränderungen der Armmuskulatur prüfen wir **das Vorbeizeigen** in der von uns angegebenen Modifikation (Grahe[7]). Wir setzen den Patienten gerade vor uns hin, zeigen ihm bei offenen Augen, wie die Zeigebewegung ausgeführt werden soll, lassen die Augen schließen und prüfen bei zurückgeneigtem Kopfe mit beiden Armen zugleich, indem wir die Zeigefinger des Patienten einen Augenblick an den unseren festhalten und ihn darauf mit gestreckten Armen abwärts und wieder aufwärts bis an unsere unverrückt gehaltenen Zeigefinger fahren lassen. Es ist wichtig, die Stellung der vorgehaltenen Finger symmetrisch häufig zu wechseln.

---

[1] Kestenbaum, A.: Der Mechanismus des Nystagmus. Graefes Arch. **105**, 799 (1921) — Der Mechanismus des nichtlabyrinthären Nystagmus. Mschr. Ohrenheilk. **55**, 844 (1921). — Vgl. auch R. Cords: Die Ergebnisse der neueren Nystagmusforschung. Zbl. Ophthalm. **9**, 369 (1923).

[2] Uffenorde, W.: Spontan auftretender Nystagmus bei Ohrnormalen. Passow-Schaefers Beitr. **18**, 37 (1922).

[3] Nylén, C. O.: A nystagmus phaenomen. Acta oto-laryng. (Stockh.) **3**, 502 (1922).

[4] Nasiell, W.: Hemmung des spontanen und des experimentell hervorgerufenen Nystagmus durch Augenschließen, Fixation und Konvergenz. Zbl. Ohrenheilk. **20**, 2 (1922).

[5] Grahe, K.: Otologische Diagnostik. Zbl. Ohrenheilk. **24**, 89 (1925).

[6] Frenzel, H.: Der Nachweis von schwachem, bei gewöhnlicher Beleuchtung nicht sichtbarem Spontannystagmus. Klin. Wschr. **7**, 396 (1928).

[7] Grahe, K.: Kalorische Auslösung der Vestibularreaktionen usw. Passow-Schaefers Beitr. **15**, 167 (1920); vgl. auch dies. Handb. **11**, 943.

Die Prüfung des Vorbeizeigens in der Horizontal- und Frontalebene (BEYER und LEWANDOWSKY[1]) geschieht anschließend jeweils mit einem Arm.

Um *Fehlresultate* zu vermeiden, ist es wichtig, daß man nicht seitlich vor dem Patienten steht, daß die Armstellung symmetrisch ist, daß jede unnötige Berührung des Patienten durch andere Personen ausbleibt (Einfluß von Raumvorstellung, sensiblen Reizen usw. Bd. 11, S. 944). Nur unsymmetrische Abweichungen des Kranken sind zu verwerten.

Gegebenenfalls prüfen wir weiter die **Abweichereaktion,** indem wir den Patienten beide Arme horizontal geradeaus strecken lassen, evtl. unter Supination der Hände. Außer der seitlichen Abweichung (Abweichereaktion) achten wir auch auf sich einstellende Höhendifferenz beider Arme, die **Arm-Tonus-Reaktion.**

Tonusveränderungen des Rumpfes zeigt uns die **Fallreaktion** an. Wir stellen den Patienten mit geschlossenen Füßen vor uns hin und lassen ihn die Augen schließen, während der Kopf nach rückwärts gebeugt wird. Darauf wiederholen wir die Prüfung mit rechts- und linksgedrehtem Kopfe. Unter Umständen machen wir die Untersuchung empfindlicher, indem wir den Kranken vom Stuhlrand aufstehen lassen mit aneinandergelegten Knien und Füßen, geschlossenen Augen und rückgebeugtem Kopfe.

Die Gangabweichung bestimmen wir beim Gehen mit geschlossenen Augen nach vorwärts, besonders aber nach rückwärts.

Experimentelle Prüfung.

Darauf schließt sich die experimentelle **Prüfung des Bogengangsapparates** an. Wegen der großen Empfindlichkeit beginnt man zweckmäßig mit der **Drehschwachreizprüfung** entweder im Stehen unter Drehung des Patienten im Becken — oder besser auf einem Drehschemel, indem der Untersucher sich hinter den Kranken stellt, so daß die Ellenbogen vor den Schultern des Patienten liegen[2], den Kopf mit beiden Händen seitlich faßt und mit Zeige- und Mittelfinger durch die geschlossenen Augenlider die Nystagmusschläge bei kurzen und langsamen Drehungen zählt (GRAHE[3]). Man muß darauf achten, die Rechts- und Linksdrehung gleichmäßig auszuführen, zwischen denselben kurze Zeit zu warten und gegenüber einer gleichmäßig beleuchteten Wand zu prüfen.

Darauf folgt die **kalorische Untersuchung** mit Schwachreizen nach KOBRAK[4] in der von uns angegebenen Modifikation: Nach Aufsetzen der BARTELSschen Konvexbrille von 20 Dioptrien wird der Kopf des Kranken um 60° zurückgebeugt und 5 ccm Wasser von 27° werden langsam gleichmäßig in den Gehörgang injiziert. Mit der Stoppuhr wird der Zeitpunkt des Eintritts des Nystagmus (Beginn der langsamen (!) Komponente) bestimmt. Nach Beginn des Augenzuckens Prüfung des Vorbeizeigens in der eben angegebenen Weise, während der Patient die Augen schließt. Darauf Bestimmung des Endpunktes des Nystagmus. Anschließend Prüfung der Fallreaktion. Untersuchung der rechten und linken Seite im Abstand von ca. 3 Minuten.

---

[1] BEYER u. LEWANDOWSKY: Über den BÁRÁNYschen Zeigeversuch. Z. Neur. **19**, 359 (1913).

[2] Wir führen jetzt die Prüfung nicht mehr vor dem Kranken stehend aus, so wie in Bd. 9, S. 926 angegeben wurde, sondern nur hinter dem Patienten stehend, weil die Prüfung so leichter ist.

[3] GRAHE, K.: Funktionsprüfung des Vestibularapparates durch Drehschwachreize. Z. Hals- usw. Heilk. **11**, 391 (1925) — Beckenreflexe auf die Augen beim Menschen usw. Ebenda **13**, 613 (1926). — Vgl. auch dies. Handb. **11**, 926.

[4] KOBRAK, F.: Beiträge zum experimentellen Nystagmus. Passow-Schaefers Beitr. **10**, 214 (1918). — GRAHE, K.: Beiträge zur kalorischen Auslösung der Vestibularreaktionen. Ebenda **15**, 167 (1920).

Ist mit 27° Wasser eine Reaktion nicht zu erzielen, dann wiederholen wir die Spülung mit Eiswasser.

Gegebenenfalls nehmen wir auch Heißwasserspülung vor mit 5 ccm Wasser von 47° unter Beobachtung von Nystagmus, Vorbeizeigen und Fall in gleicher Weise.

Die Drehstarkreizprüfung stellen wir an, indem wir den Patienten auf einem Drehstuhl mit gerade gestelltem Kopfe (oder bei Vornüberneigung des Kopfes um 30°) 10mal herumdrehen mit einer Umdrehungsgeschwindigkeit von 2 Sekunden. Darauf halten wir ruckartig an, setzen die Stoppuhr in Gang und untersuchen zuerst bei geschlossenen Augen des Kranken das Vorbeizeigen. Darauf beobachten wir die Dauer des Nachnystagmus hinter der Konvexbrille. Die Fallprüfung stellen wir zweckmäßigerweise so an, daß wir den Patienten 5mal mit gerade gestelltem Kopfe herumdrehen, ihn mit geschlossenen Augen aufstehen lassen und bei geschlossenen Füßen den Kopf nach rückwärts und darauf nach vorwärts nehmen lassen, jedesmal die Fallrichtung beobachtend.

Bei der **galvanischen Prüfung** beginnen wir mit der Fallreaktion. Der mit geschlossenen Füßen und Augen vor uns stehende Kranke nimmt den indifferenten Pol in die ungleichnamige Hand, die differente Elektrode halten wir lose, aber gut mit Salzwasser durchfeuchtet an den Tragus. Unter Beobachtung des Milli-Ampèremeters prüfen wir mit langsam steigendem Strom, wann der Patient zu schwanken beginnt und nach welcher Seite. Darauf beachten wir unter plötzlicher Unterbrechung des Stromes, ob bei der Stromöffnung die Fallrichtung wechselt. In dieser Weise untersuchen wir Anode und Kathode an jedem Ohr. Bei der Prüfung des galvanischen Nystagmus setzen wir den Kranken auf einen Stuhl und beobachten hinter der Konvexbrille, wann und in welcher Richtung Nystagmus einsetzt. Die Ergebnisse des Vorbeizeigens bei der galvanischen Reizung sind so wechselnd, daß wir auf ihre Prüfung verzichten.

Seit dem Erscheinen unserer Darstellung der Funktion des normalen Vestibularapparates ist von uns auch die **Prüfung des Vorhofsapparates (Otolithen)** in den normalen Untersuchungsgang beim Menschen aufgenommen (Grahe[1]).

Wir schnallen den Kranken auf unseren „Vestibulartisch" (vgl. Bd. 11, S. 957/58) und untersuchen zuerst bei festgeschnalltem zum Körper geradegestelltem Kopfe die **Vertikalempfindung** bei Drehung in der Sagittalebene, indem wir den Kranken ganz langsam aus rückgeneigter Stellung aufrichten und ihn bei geschlossenen Augen angeben lassen, wann er glaubt gerade zu stehen. Darauf neigen wir ihn deutlich nach vorn und lassen ihn unter langsamem Aufrichten wiederum angeben, wann er gerade zu stehen glaubt. Anschließend drehen wir den inneren Lagerahmen um 90° und prüfen in gleicher Weise die Vertikalempfindung bei Drehung in der Frontalebene: Wir neigen den Tisch nach links und lassen beim langsamen Aufrichten den Kranken die vermeintliche Geradestellung angeben und wiederholen die Prüfung nach gleicher Neigung des Tisches nach rechts.

Dann untersuchen wir den **Kopfstellreflex.** Der Kopfhalter wird entfernt, so daß der Kopf bei geschlossenen Augen frei gehalten wird. Wir neigen den Tisch langsam seitlich bis zu einem Winkel von 25°. Ist dabei noch keine Aufrichtung des Kopfes eingetreten, dann lassen wir die Arme ausstrecken, uns fest die Hände drücken u. ä., d. h. wir suchen die Aufmerksamkeit des Kranken von seinem Kopfe abzulenken. Man darf deshalb auch vorher den Patienten nicht merken lassen, worauf die Untersuchung abzielt. Wir wiederholen die

[1] Grahe, K.: Otolithenprüfung beim Menschen. Z. Hals- usw. Heilk. **18**, 411 (1927) (Kongreßbericht).

Untersuchung bei langsamer gleicher Neigung zur anderen Seite und vergleichen die Stärke der Aufrichtung und Drehung des Kopfes.

Entsprechend prüfen wir nach Drehung des inneren Lagerahmens um 90° den Kopfstellreflex bei langsamer Neigung nach rückwärts und nach vorwärts, dabei zugleich darauf achtend, ob der Kopf gerade zu den Schultern gehalten wird oder irgendwie geneigt oder gedreht gehalten wird.

Zuletzt beobachten wir nach Zurückbringen des Vestibulartisches in die Normalstellung die **spontane Kopfhaltung** bei geschlossenen Augen. Diese fällt auf dem Vestibulartische anders aus, als wenn der Untersuchte sitzt oder steht. Durch das Anschnallen des Körpers und die vorhergehenden Lageänderungen ist das Lagegefühl des Kopfes so verändert, daß die unter gewöhnlichen Verhältnissen durch Gewöhnung angelernten Kompensationen der Kopfhaltung nur abgeschwächt in Erscheinung treten.

Welche Teile der Vorhofsapparate für die angeführten Reaktionen im einzelnen in Frage kommen, können wir nicht angeben.

Die bisherige Ansicht, die teilweise die Sacculus-, teilweise die Utriculusotolithen damit in Verbindung brachte, ist dadurch neuer Überprüfung bedürftig geworden, daß es VERSTEEGH[1] gelang, beim Kaninchen isoliert den Sacculus zu exstirpieren. Danach traten außer geringen Raddrehungsstörungen nicht die geringsten Labyrinthsymptome ein. Wurde hingegen der Utriculus im geringsten lädiert, dann setzten ausgeprägte Vestibularisstörungen ein. Analoge Experimente bei Tauben haben zu denselben Ergebnissen geführt (BENJAMINS).

Der Vollständigkeit halber sei erwähnt, daß wir **Raddrehungsstörungen der Augen** auch beim Menschen geprüft, aber einwandfreie Resultate bei pathologischen Fällen bisher nicht erhalten haben (vgl. S. 390).

Als letzte Untersuchung kommt die Prüfung des **Fistelsymptoms** in Betracht. Unter luftdichtem Einsetzen eines Politzerballons mit entsprechendem Ansatz komprimieren und aspirieren wir abwechselnd die Luft des Gehörgangs und beobachten dabei das Verhalten der Augen. Evtl. prüfen wir auch durch Kompression der Carotis auf Nystagmus (MYGINDsches[2] Fistelsymptom), gegebenenfalls in Verbindung mit der von BORRIES[3] beschriebenen Amylnitritprobe, dem Stasenfistelsymptom bei Anlegen einer Staubinde um den Hals und der Prüfung auf Nystagmus bei Anwendung der Bauchpresse.

II. Störungen der Haltungs- und Bewegungsreaktionen bei peripheren Vestibularstörungen.

A. Doppelseitige Vestibularausschaltung.

Doppelseitige Vestibularausschaltung kommt beim Menschen als Folge von Entwicklungsstörungen (Mißbildungen) oder regressiven Veränderungen durch Blutungen, wobei besonders die Geburtstraumen von Bedeutung sind (VOSS[4]), oder entzündlichen Veränderungen in Betracht. Da bei der engen Verbundenheit der Vestibularorgane mit dem Hörapparat fast ausnahmslos die Vestibularausschaltung mit Taubheit einhergeht, so finden wir Menschen mit funktionslosen Vorhof-Bogengangsapparaten unter den Taubstummen

---

[1] VERSTEEGH: Ergebnisse partieller Labyrinthexstirpation bei Kaninchen. Acta otolaryng (Stockh.) **11**, 393 (1927).

[2] MYGIND, S. H.: Ein neues Labyrinthfistelsymptom. Z. Ohrenheilk. **77**, 70 (1918).

[3] BORRIES, G. H. TH.: Vasculäre Labyrinthfistelsymptome. Mschr. Ohrenheilk. **47**, 644 (1923).

[4] VOSS, O.: Geburtstrauma und Gehörorgan. Z. Hals- usw. Heilk. **6**, 182 (1923) — 3. Vers. südwestdtsch. Hals-, Nasen- u. Ohrenärzte 1924. Fol. oto-laryngol. **24**, 16 (1925) — vgl. Taubstummheit in Handb. d. Hals-Nasen-Ohrenheilk. von DENKER-KAHLER **8**, 354. Berlin-München 1927.

besonders verbreitet. Allerdings ist diese Verbundenheit keine zwangsmäßige, und gerade im umgekehrten Sinne finden wir Taubheit mit vestibularer Funktionsunfähigkeit durchaus nicht immer einhergehen, weil der Cochlearis als der phylogenetisch jüngere Abschnitt des Octavus leichter geschädigt wird als der Vestibularis (Wittmaack).

Sehen wir solche Taubstummen, bei denen die Labyrinthzerstörung längere Zeit zurückliegt, sich im gewöhnlichen Leben bewegen, so finden wir an ihnen keine irgendwie auffallenden Gleichgewichtsstörungen (Herzfeld, Passow, Neumann, Ruttin[1], Voss[2]), ein Zeichen, daß die anderen das Gleichgewicht ebenfalls regulierenden Sinnesorgane den vestibularen Ausfall praktisch zu ersetzen vermögen. Sind in diesen Fällen doch Gleichgewichtsstörungen vorhanden, so beruhen dieselben nach Hammerschlag auf zentralen Kleinhirnstörungen, eine Erklärung, die auch James und Bárány[3] angenommen haben.

Erst wenn wir solche Kranke unter besondere Bedingungen bringen z. B. durch Ausschaltung des Sehvermögens, Schließen der Augen, Aufenthalt im Dunkeln, durch Untertauchen im Wasser (vgl. Bd. 11, S. 961) oder durch Anstellen unserer vestibularen Untersuchungsproben, dann sind Veränderungen gegenüber dem Normalen nachweisbar.

Im einzelnen ergibt die klinische Untersuchung folgendes:

Meist bestehen keine charakteristischen **Spontansymptome:**

Schwindel ist nicht vorhanden.

Spontannystagmus kommt öfter vor, ist aber nicht charakteristisch[4]. Neben extravestibularen Ursachen muß man auch an die Möglichkeit einer Auslösung von den Vestibulariskernen denken.

Wissen wir doch aus den Tierexperimenten Bechterews[5], daß Zerstörung des peripheren Labyrinths zentrale Veränderungen hervorruft, welche Nystagmus bedingen, auch wenn schon früher das andere Labyrinth zerstört wurde.

Daß beim Menschen dieselben Verhältnisse vorliegen, beweist ein Fall von Voss[6]. Hier trat bei einem Kranken, dessen rechtes Ohr taub und unerregbar war, nach einer Verletzung des linken Bogenganges starker rotatorischer Nystagmus nach rechts auf, der nach 14 Tagen nachließ.

Untersuchungen von Spiegel und Démétriades[7] und von Spiegel und Ginichi Sato[8] haben gezeigt, daß dieser Bechterewsche Nystagmus dadurch zustande kommt, daß Labyrinthzerstörung eine erhöhte Erregung im gleichseitigen Vestibulariskerngebiet zur Folge hat. Diese Erregung bleibt auch bei doppelseitiger Labyrinthzerstörung bestehen. Da sie nicht nur nicht vom Großhirn her kommt, wie schon Magnus[9] nachwies, sondern nach den eben genannten Versuchen Spiegels auch nach Absaugung des Kleinhirns, so ist die von

---

[1] Vgl. Ruttin: Totale doppelseitige Labyrinthausschaltung. Österr. otol. Ges. 27. XI. 1911. Ref. Zbl. Ohrenheilk. **10**, 161 (1912).

[2] Voss, O.: Treten bei doppelseitiger Zerstörung der Vestibularapparate Gleichgewichtsstörungen als Ausfallserscheinungen auf? Dtsch. otol. Ges. **1909**, 163.

[3] Vgl. Bárány's Referat: Dtsch. otol. Ges. **1911**, 149.

[4] Literatur s. bei Bárány u. Wittmaack: Funktionelle Prüfung des Vestibularapparates. Ref. auf der Dtsch. otol. Ges. 1911. — Von neueren Untersuchungen vgl. Kano: Untersuchungen über die Funktion des statischen Labyrinths. Z. Ohrenheilk. **61**, 284 (1910). — Fischer u. Sommer: Beziehungen von Auge und Ohr bei Taubstummen und Taubstummblinden. Z. Hals- usw. Heilk. **11**, 10 (1925).

[5] Bechterew, W.: Ergebnisse der Durchschneidung des Nervus acusticus usw. Pflügers Arch. **30**, 312 (1883).

[6] Voss, O.: Wodurch entsteht der Nystagmus bei einseitiger Labyrinthverletzung? Dtsch. otol. Ges. **1907**, 248.

[7] Spiegel u. Démétriades: Die zentrale Kompensation des Labyrinthverlustes. Pflügers Arch. **210**, 215 (1925).

[8] Spiegel, E. A.: Experimentalstudien am Nervensystem. V. Über den Erregungszustand der medullären Zentren nach doppelseitiger Labyrinthausschaltung. (Vestibulare Ausfallerscheinungen nach einseitiger Verletzung der Vestibulariskerne trotz Labyrinthmangels von Ginichi Sato.) Pflügers Arch. **215**, 106 (1926).

[9] Magnus, R.: Körperstellung. Berlin: Julius Springer 1924.

SPITZER[1] gemachte Hypothese hinfällig, daß die Erregungsänderung unter dem Einflusse des Kleinhirns zustande komme (Änderung der Eudichonomie-Verteilung der Energie in richtiger simultaner und sukzessiver Kombination und richtiger Menge auf die untergeordneten Apparate).

Irgendwelche charakteristischen Störungen des *Vorbeizeigens* und der *Fallneigung* sind ebenfalls nicht vorhanden.

Erst bei der **experimentellen Prüfung** finden wir Abweichungen gegenüber dem Normalen.

Die *Drehschwachreizprüfung* läßt kein Augenzucken erkennen. Allerdings müssen wir neben optischen Einflüssen dabei Hals- und Beckenreflexe ausschalten (vgl. Bd. 11, S. 927/28), also die Drehung auf einem Drehstuhl oder Drehschemel ausführen.

Die *kalorische Untersuchung* ergibt gewöhnlich keine Reaktion. Bei Taubstummen mit unerregbaren Labyrinthen sind jedenfalls keine Augenzuckungen durch Spülung beschrieben worden. Auf die Beobachtungen von Nystagmus bei einseitig fehlendem Labyrinthe kommen wir später zurück (S. 392). Vorbeizeigen hingegen teilte GRAUPNER[2] bei einem taubstummen labyrinthär unerregbaren Mädchen mit. Wir glauben diese Beobachtung unter die später zu erörternden Tonusveränderungen auf Spülung bei einseitig fehlendem Labyrinthe einreihen zu sollen.

Während *mehrfacher Umdrehungen* ist ebensowenig wie bei kurzen Umdrehungen Nystagmus zu fühlen (KREIDL, STREHL, BRUCK, BEZOLD, DENKER, HASSLAUER, WANGER, NAGER, FREY und HAMMERSCHLAG[3] (daselbst Literatur)), jedoch tritt solcher bei Drehung mit offenen Augen oder hinter der Konvexbrille auf (CEMACH), wo er auf optischen Einflüssen beruht (vgl. Bd. 11, S. 925ff.). Während der Drehung haben Taubstumme auch keinen Schwindel, was JAMES[4] als erster feststellte; jedoch eine Drehempfindung, die durch sensible Einflüsse ausgelöst sein dürfte (CEMACH und KESTENBAUM[5]). Alle Nachreaktionen hingegen fehlen vollständig.

Die *galvanischen Reaktionen* gehen mit den übrigen Erregungsarten nicht parallel: sie können bei kalorischer und rotatorischer Unerregbarkeit fehlen, sie können aber auch vorhanden sein (JENSEN und BREUER[6], JUNGER[7]).

Bei der Prüfung der *Vertikalempfindungen* erhalten wir nach eigenen Untersuchungen schwankende Angaben. Dem Labyrinthlosen fehlt nicht die Vertikalempfindung vollständig, da sie auch durch sensible Reize ausgelöst wird; jedoch ist die feinere Regulierung nicht vorhanden, so daß die Kranken bei wechselnd geneigter Stellung unregelmäßig die Empfindung haben gerade zu stehen.

Auch der *Kopfstellreflex* fehlt, wie eine eigene Untersuchung zeigte, analog den Tierversuchen MAGNUS' und DE KLEYNS (vgl. Bd. 11, S. 896) bei Berührung mit der Unterlage nicht völlig.

---

[1] SPITZER, A.: Anatomie und Physiologie der zentralen Bahnen des Vestibularis. Arb. neur. Inst. Wien **25**, 423 (1924).

[2] GRAUPNER: Diskussionsbemerkung zum Referat BÁRÁNY-WITTMAACK (Funktionelle Prüfung des Vestibularapparates). Dtsch. otol. Ges. **1911**, 220.

[3] FREY u. HAMMERSCHLAG: Untersuchungen über den Drehschwindel bei Taubstummen. Z. Ohrenheilk. **48**, 331 (1904).

[4] JAMES: Sense of dizziness in deaf-mutes. Amer. J. Otol. etc. **1883**. Ref. bei v. STEIN: Die Lehre von den Funktionen der einzelnen Teile des Ohrlabyrinthes, S. 405. Jena 1894.

[5] CEMACH u. KESTENBAUM: Experimentelle Untersuchungen über Drehnystagmus und Drehempfindung. Mschr. Ohrenheilk. **57**, 137 (1923).

[6] JENSEN u. BREUER: vgl. Diskussionsbemerkungen von BRÜNINGS zu MARX: Experimentelle Untersuchungen über den galvanischen Nystagmus. Dtsch. otol. Ges. **1911**.

[7] JUNGER, J.: Methodik und klinische Bedeutung der galvanischen Prüfung des Labyrinthes. Mschr. Ohrenheilk. **56**, 451 (1922).

Über die *Spontanhaltung des Kopfes* fehlen bisher Untersuchungen.

Bezüglich der *Raddrehung* sind die Angaben wechselnd. Teilweise fehlt die Raddrehung bei funktionsunfähigen Labyrinthen (z. B. v. d. Hoeve[1], Kompanejetz[2], Benjamins und Nienhuis[3]). Andere Untersucher sahen sie aber auch bei fehlenden Labyrinthen: So beschreibt Bárány[4] bei galvanisch, kalorisch und rotatorisch unerregbaren Labyrinthen die Raddrehung nur herabgesetzt, nicht fehlend; Struyken[5] fand bei Untersuchungen mit Houben, daß bei Taubstummen mit unerregbaren Labyrinthen die Raddrehung höchstens 2° beträgt, oder ganz fehlt. Bikeles und Ruttin[6], ebenso Feilchenfeld[7] fanden bei Taubstummen normale Raddrehung.

Die Erklärung für diese verschiedenen Angaben dürfte zum Teil auf methodischen Unstimmigkeiten beruhen; sind doch auch die Angaben über die Raddrehung bei Normalen noch sehr wechselnd (vgl. Grahe[8]). Kompanejetz[9] nimmt auch einen wechselnden mechanischen Faktor an. Dazu kommen bei den pathologischen Fällen zentrale Einflüsse.

Daß James bei Taubstummen teilweise einen Verlust jeder Orientierung beim Untertauchen in Wasser beschreibt, eine Beobachtung, die aber von K. Beck nicht bestätigt wurde, haben wir schon früher erwähnt (Bd. 11, S. 961).

B. Einseitiger Vestibularausfall.

Bei **akuter Ausschaltung eines Labyrinthes,** wie sie durch Traumen (vgl. Hofer[10]), Blutungen (z. B. Ménière[11], Gatscher[12]), Einbrüche von Entzündungen vom Mittelohr oder Hirn her oder durch Gifte auf dem Blut- und Lymphwege erfolgen kann, sehen wir analog den Tierversuchen bei operativer Ausschaltung des Labyrinths stürmische Symptome auftreten.

Der Kranke liegt hilflos da, stärkster *Schwindel* besteht, der, wenn überhaupt in seiner Richtung erkennbar, zur kranken Seite gerichtet ist, mit Übelkeit und Erbrechen gepaart ist und sich bei Kopfbewegungen, besonders solchen zur Kranken Seite steigert (Bárány[13], Borries[14]). Der Kranke vermag sich nicht aufzurichten. Es besteht stärkster horizontal rotatorischer *Nystagmus* nach

---

[1] v. d. Hoeve: Relations between the eye and ear. Ann. of Otol. **32**, 571 (1923).

[2] Kompanejetz: On compensatory eye-movements in deaf-mutes. Acta oto-laryng. (Stockh.) **7**, 23 (1925) — Kompensatorische Augenbewegungen als reine Halsreflexe. Mschr. Ohrenheilk. **61**, 795 (1927) — Untersuchungen über das Hörvermögen und die Vestibularfunktionen der Zöglinge des Jekaterinoslawschen Taubstummeninstitutes. Z. Laryng. usw. **13**, 444 (1925).

[3] Benjamins u. Nienhuis: Die Raddrehungskurve beim Menschen. Arch. Ohrenheilk. **116**, 241 (1927).

[4] Bárány, R.: Über die vom Ohrlabyrinth ausgelöste Gegenrollung der Augen bei Normalhörenden, Ohrenkranken und Taubstummen. Arch. Ohrenheilk. **68**, 1 (1906).

[5] Struyken, H. J. L.: Die Raddrehung des Auges bei Reizung des Labyrinthes. Niederl. Ges. f. Hals-Nasen-Ohrenheilk. zu Amsterdam, November 1923. Ref. Zbl. Hals- usw. Heilk. **7**, 199 (1925).

[6] Bikeles u. Ruttin: Über die reflektorischen kompensatorischen Augenbewegungen bei beiderseitiger Ausschaltung des Nervus vestibularis. Neur. Zbl. **34**, 807 (1915).

[7] Feilchenfeld, I.: Zur Lageschätzung bei seitlicher Kopfneigung. Z. Psychol. **31**, 127 (1903).

[8] Grahe, K.: Otolithenprüfung beim Menschen. Z. Hals- usw. Heilk. **18**, 411 (1927) (Kongreßbericht).

[9] Kompanejetz, S.: Die Beteiligung des mechanischen Faktors bei der Raddrehung der Augen. Arch. Ohrenheilk. **112**, 1 (1924).

[10] Hofer, J.: Traumen des Ohres. Ergebnisbericht im Zbl. Hals- usw. Heilk. **7**, 1 (1925).

[11] Menière, P.: Mémoire sur les lésions de l'oreille interne etc. Gaz. méd. Paris **1861**, 597.

[12] Gatscher, S.: Apoplexia labyrinthi. Österr. otol. Ges., 30. IV. 1923. Ref. Zbl. Hals- usw. Heilk. **4**, 456 (1924).

[13] Bárány in Bárány u. Wittmaack: Zitiert auf S. 382.

[14] Borries: Klinische Untersuchungen über die durch Kopfbewegungen und Kopfstellungen ausgelöste Nystagmusanfälle. Mschr. Ohrenheilk. **57**, 644 (1923).

der gesunden Seite. Wenn das *Vorbeizeigen* geprüft werden kann, so ist es nach der kranken Seite gerichtet (BÁRÁNY), ebenfalls fällt der Patient nach der kranken Seite. Die *kalorische Reizung* fällt auf der kranken Seite negativ aus, der *Drehnystagmus* zur gesunden Seite fehlt, während der *galvanische Nystagmus* auslösbar ist.

Die stürmischen Erscheinungen gehen in kurzer Zeit zurück: *Schwindel* tritt nicht mehr auf (KERRISON[1]), der *Spontannystagmus* bei Blick geradeaus verschwindet schon nach wenigen Tagen (am schnellsten nach Labyrinthexstirpation, weniger schnell nach seröser Labyrinthitis). In Endstellung hingegen sieht man den Nystagmus über 3 Wochen lang (BÁRÁNY). Aber auch darnach ist er bei geschlossenen Augen durch den Nystagmographen (DE BUYS[2]) oder durch Palpation (GRAHE) noch nachweisbar.

Nach RUTTIN[3] setzt sich der rotatorische Spontannystagmus bei einseitig fehlendem Labyrinth aus einer horizontalen und vertikalen Komponente zusammen. Wenn RUTTIN nämlich durch Kaltspülung des gesunden Ohres den rotatorischen Nystagmus nach der gesunden Seite aufhob, wandelte er den Spontannystagmus in einen horizontalen und diagonalen um. Er sieht darin den Beweis, daß der Spontannystagmus vom peripheren gesunden Ohr ausgelöst wird, und wendet diese Untersuchung differentialdiagnostisch gegen zentral ausgelösten Nystagmus an.

Auch die *Tonusstörungen der Extremitäten* und des Rumpfes gehen allmählich zurück, allerdings nicht parallel miteinander und mit dem Nystagmus (BRIEGER[4]). Schließlich sind *Gleichgewichtsstörungen* nur noch bei besonderen Prüfungen nachweisbar (vgl. z. B. QUIX[5]). GÜTTICH[6] konnte bei einseitig fehlendem Labyrinth noch Störungen durch den Kreislaufversuch feststellen: Kranke mit fehlendem rechten Labyrinth liefen rechts herum sicher, links herum hingegen unsicher. Auch mit dem Goniometer sind Störungen noch später nachweisbar (z. B. NEUMANN[7]). Auf dem Lagetische tritt Vertikalempfindung bei Neigung zur kranken Seite auf (GRAHE[8]). CLEMINSON[9] sah bei Ausschaltung optischer Kontrolle die Neigung, das kranke Labyrinth nach unten zu kehren.

Erwähnt sei, daß bei Tieren Skoliose auftritt (MAGNUS[10]).

Auch bei *experimenteller Prüfung* stellen sich Veränderungen ein. Während anfangs der zur gesunden Seite schlagende *Drehnachnystagmus* (nach der Drehung zur kranken Seite) außerordentlich gesteigert ist, während umgekehrt solcher zur kranken Seite fehlt, nimmt im Verlaufe einiger Wochen der Nachnystagmus

---

[1] KERRISON, PH. D.: Vestibular vertigo of non-supurative orign. factors beeing of prognosis; report of case. The Laryngoscope **1920**, 631.

[2] DE BUYS: Beitrag zur Symptomatologie der Labyrinthläsionen. Belg. oto-rhino-laryng. Ges. 26. II. 1911. Ref. Zbl. Hals- usw. Heilk. **9**, 550 (1911).

[3] RUTTIN: Zur Differentialdiagnose des vestibularen und zentralen Nystagmus. Mschr. Ohrenheilk. **50**, 214 (1916).

[4] BRIEGER, zitiert nach E. SCHLANDER: Die symptomlose Labyrinthausschaltung. Mschr. Ohrenheilk. **59**, 1289 (1925).

[5] QUIX, F. H.: Interferenz von Abweichungen im Fingerzeigeversuch durch Bogengangs- und Otolithenreize in einem Fall von eitriger Labyrinthitis. Niederl. Ges. f. Hals-Nasen-Ohrenheilk. zu Utrecht, November 1924. Ref. Zbl. Hals- usw. Heilk. **9**, 428 (1926).

[6] GÜTTICH, A.: Beiträge zur Physiologie des Vestibularapparates. Passow-Schaefers Beitr. **7**, 1 (1914).

[7] NEUMANN, H.: Über infektiöse Labyrintherkrankungen. Mschr. Ohrenheilk. **45**, 572 (1911).

[8] GRAHE, K.: Die Vertikalempfindung auf dem Vestibulartische bei kalorischer Reizung des normalen und labyrinthlosen Ohres usw. Acta oto-laryng. (Stockh.) **11**, 58 (1927).

[9] CLEMINSON: Diskussionsbemerkung zu DE KLEIJN u. VERSTEEGH: Labyrinthine compensatory eye positions in patients. Proc. roy. Soc. Med. **17** (Section of Laryng. a. Otol.) (1924) S. 7 des Sonderdrucks [Zbl. Hals- usw. Heilk. **7**, 254 (1925)].

[10] MAGNUS, R.: Körperstellung, S. 353. Berlin: Julius Springer 1924.

zur gesunden Seite ab, derjenigen zur kranken Seite zu (Güttich[1]), so daß schließlich als Endzustand das Verhältnis $1:{}^1/_2$ resultiert (Bárány[2], Ruttin[3]). Wie die oben angeführten Untersuchungen von Spiegel gezeigt haben, kommt dieser Befund dadurch zustande, daß der durch den Labyrinthausfall erzeugte erhöhte Erregbarkeitszustand des gleichseitigen Vestibulariskerngebietes mit den experimentellen Erregungen in Konkurrenz tritt (vgl. S. 388).

Unter Umständen nähern sich die Zahlen des Drehnachnystagmus nach der gesunden und kranken Seite immer mehr. Es kann zu einer völlig gleichen Dauer des Nachnystagmus kommen, die aber gegenüber dem Normalen im ganzen herabgesetzt ist. Ruttin[4], der diese *Kompensation* bei längere Zeit (ca. 1 Jahr) zurückliegender kompletter Zerstörung eines Vestibularapparates feststellen konnte — jedoch merkwürdigerweise nicht bei vorangegangener Labyrinthoperation —, fand eine Nachnystagmusdauer von 20 bis 10 Sekunden gegenüber einer normalen von ca. 40 Sekunden.

Bárány, Ruttin, Abels, de Buys u. a. führen diese Kompensation auf eine Herabsetzung der Erregbarkeit der Zentren zurück. Güttich[1] nimmt meningeale Veränderungen an, die retrolabyrinthär das gesunde Labyrinth schädigen. Für einen Teil der Fälle ist diese Annahme Güttichs sicher zutreffend, jedoch scheint uns damit schwieriger vereinbar, daß die Ausbildung der Kompensation längere Zeit erfordert, auch das normale Verhalten der gesunden Seite bei kalorischer Reizung (s. unten) dürfte dagegen sprechen. Güttich nimmt auch im Gegensatz zu Ruttin an, daß bei den Fällen mit relativ hoher Nachnystagmusdauer (20 Sekunden) die Zerstörung des Labyrinths nicht vollständig war.

Bárány hatte angegeben, daß die herabgesetzte *Erregbarkeit des gesunden Labyrinths* auch kalorisch nachzuweisen sei. Auch Herzog[5] fand bei seinen Studien über Labyrintheiterung und Gehör Verlust der kalorischen Erregbarkeit der gesunden Seite. Nachprüfungen von Spira[6] ergaben aber, daß dieser Befund nur eine Ausnahme darstellt. Bei 18 Fällen, die zum größten Teile rotatorische Kompensation aufwiesen, war nur einer auch kalorisch durch Schwachreize schlecht erregbar und bei diesem kamen frühere zentrale Störungen mit in Betracht (Lues).

Bei *kalorischer Prüfung* der kranken Seite sind Reaktionen im allgemeinen nicht auslösbar. Unter Umständen aber kommen doch solche zur Beobachtung. So sah Nystagmus bei Kaltspülung trotz fehlenden Labyrinths E. Urbantschitsch[7]. Vorbeizeigen und Fall konnten wir selbst beobachten (Grahe[8]). Nystagmus beschrieben weiter Struycken-Quix[9] bei einem Falle, bei dem der Labyrinthverlust histologisch nachgeprüft wurde. Des weiteren teilte Lund[10] einen Fall mit, der aber gegenüber dem Normalen keinen Umschlag des Nystagmus beim Kopfbeugen aufwies. Wir[11] selbst beschrieben einen weiteren Fall, bei dem nach totaler Labyrinthausräumung wegen späteren Nachwucherns von

---

[1] Güttich, A.: Über den Drehnachnystagmus bei einseitigem Labyrinthausfall. Passow-Schaefers Beitr. **22**, 146 (1925).

[2] Bárány, R.: Physiologie und Pathologie des Bogengangsapparates. Wien 1907.

[3] Ruttin, E.: Klinik der Labyrinthentzündungen. Wien 1912.

[4] Ruttin, E.: Über Kompensation des Drehnystagmus. Dtsch. otol. Ges. Kiel **1914**, 93 — Österr. otol. Ges., 27. III. 1911. Ref. Zbl. Ohrenheilk. **9**, 469 (1911).

[5] Herzog: Labyrintheiterung und Gehör. München 1907.

[6] Spira, J.: Über das Verhalten des gesunden Vestibularapparates bei einseitig Labyrinthlosen usw. Mschr. Ohrenheilk. **56**, 611 (1922).

[7] Urbantschitsch, E.: Wiederkehr von Labyrinthfunktion nach Labyrinthoperation usw. Mschr. Ohrenheilk. **50**, 481 (1916).

[8] Grahe, K.: Kalorische Auslösung der Vestibularreaktionen. Passow-Schaefers Beitr. **15**, 178 (1920).

[9] Struycken-Quix, zitiert nach Magnus: Dies. Handb. **11**, 890.

[10] Lund, R.: Positive kalorische Reaktion trotz früherer Labyrinthektomie. Dän. otolaryng. Ges., Dezember 1922. Ref. Zbl. Ohrenheilk. **21**, 114 (1923).

[11] Grahe, K.: Otologische Diagnostik. Zbl. Ohrenheilk. **21**, 114 (1923).

Cholesteatom im inneren Gehörgang nochmals ausgeräumt war, bei dem also ganz sicher keine Labyrinthreste vorhanden waren — ein Einwand der von GÜTTICH[1] gemacht wird.

Dieser Kranke zeigte Nystagmus und Vorbeizeigen bei Kaltspülung nur während des Bestehens einer Meningitis. Nach Abheilen derselben waren keine Reaktionen mehr auszulösen. Bei einem anderen Kranken konnten wir[2] feststellen, daß der Nystagmus bei Heiß- und Kaltspülung der labyrinthlosen Seite keinen Wechsel der Richtung aufwies, und konnten bei diesem Kranken auch Seitenneigungsempfindung nachweisen, die ebenfalls im Gegensatz zur normalen Seite bei Heiß- und Kaltspülung keine Richtungsänderung zeigte.

Aus alledem scheint uns hervorzugehen, daß kalorische Reaktionen bei fehlendem Labyrinth sehr wohl vorkommen können, daß aber dazu besondere Bedingungen notwendig sind, die, wie unsere zweite Beobachtung zeigt, in einer Erhöhung der allgemeinen Reflexerregbarkeit liegen, daß es sich also um eine Art Reflexnystagmus (siehe BORRIES[3]) handelt, Reaktionen, die gegenüber den normalen Labyrinthreaktionen keinen Umschlag der Richtung bei entsprechender Kopfstellungsänderung und bei Heiß- und Kaltspülung zeigen. Dadurch unterscheiden sich diese Reaktionen von den labyrinthären, auf diese Weise vermögen wir also differentialdiagnostisch zu unterscheiden, ob ein Labyrinth zerstört ist. Bei der Auslösung dieser Reaktionen dürften vasomotorische Einflüsse eine Rolle spielen, wie wir sie in Gemeinschaft mit METZGER durch Applikation thermischer und anderer Reize an Hals und Kopf im Kopfbereiche nachweisen konnten[4]. Durch sie wird wahrscheinlich die latente Nystagmusbereitschaft und Tendenz zu Tonusreaktionen der Extremitäten und des Rumpfes (s. oben) manifest (DE KLEIJN[5]).

Die *galvanischen Reaktionen* sind auch nach Labyrinthzerstörung vorhanden, wie Prüfungen von NEUMANN an entsprechenden Kranken ergeben haben.

Über *Raddrehungsstörungen* haben BENJAMINS und NIENHUIS[6] bei einer einseitig labyrinthlosen Kranken berichtet. Sie bestimmten die Raddrehungskurve unter Ausschluß von Halsreflexen bei vollkommener Umdrehung der Versuchspersonen auf dem GRAHEschen Vestibulartische. Es zeigte sich, daß bei fehlendem Labyrinth das Auge an der Seite des intakten Labyrinths sich immer auswärtsrollte und das kontralaterale Auge immer einwärtsrollte, also die Augen immer gleichsinnige Rollungen nur in *einer* Richtung vollführten.

Sie schließen daraus, daß der Teil des Labyrinthes, der die Gegenrollung veranlaßt, nur mit den Auswärtsrollern (Mm. rectus ond obliquus infer.) derselben Seite und nur mit den Einwärtsrollern (Mm. rectus und obliquus sup.) der kontralateralen Seite in direkter Verbindung steht. Dabei wurde das homolaterale Auge stärker beeinflußt als das kontralaterale. Es ergab sich bei der theoretischen Auswertung, daß das Maximum der Erregung vorhanden war beim Drücken der Otolithen im Sinne von QUIX-WERNDLY, im Gegensatz zu den Beobachtungen von DE KLEIJN und MAGNUS[7].

Die geschilderten stürmischen Reaktionen treten nur bei plötzlicher Ausschaltung eines Vestibularorgans auf. Geschieht die Zerstörung allmählich, so

---

[1] GÜTTICH: Zitiert auf S. 392.

[2] GRAHE, K.: Die Vertikalempfindung auf dem Vestibulartische bei kalorischer Reizung des normalen und labyrinthlosen Ohres usw. Acta oto-laryng. (Stockh.) **11**, 158 (1927).

[3] BORRIES, G. V. TH.: Reflektorischer Nystagmus. Mschr. Ohrenheilk. **57**, 547 (1923).

[4] GRAHE u. METZGER: Regionäre Gefäßreaktionen am Kopfe auf Haut- und Schleimhautreize und ihre klinische Bedeutung. Z. Laryng. usw. **1926**, 171.

[5] DE KLEIJN, A.: Diskussionsbemerkung zu dem Vortrag von GRAHE: Die Vertikalempfindung auf dem Vestibulartische usw. Groningen 1926 — Acta oto-laryng. (Stockh.) **11**, 158 (1927).

[6] BENJAMINS, C. E. u. J. H. NIENHUIS: Die Raddrehungskurve beim Menschen. Arch. Ohrenheilk. **116**, 241 (1927).

[7] DE KLEIJN u. MAGNUS: Über die Funktion der Otolithen. Pflüg. Arch. 186 (1921).

sind die Reaktionen geringer (z. B. O. Beck[1]) und können bei **langsamer Vernichtung** ganz fehlen.

Außer vereinzelten Beobachtungen von Ruttin[2], Hofer[3], Beck[4] und Marx[5] hat Schlander[6] eine systematische Zusammenstellung symptomloser Labyrinthausschaltungen gegeben. Er kommt zu dem Schlusse, daß das Wesentliche die langsame Vernichtung der peripheren Teile ist, die zum zentralen Ausgleich Zeit läßt (Bárány, Herzog[7]). Infolgedessen wird sie am häufigsten bei chronischer Mittelohreiterung gefunden, wenn die granulierende Otitis nur langsam gegen und in das Labyrinth vordringt (Zange[8]). Des weiteren sieht man sie öfter nach Radikaloperationen, wenn der Prozeß zu einer serösen Labyrinthitis führt (Ruttin[2]) oder Degeneration des Nerven hervorruft (Alexander), ferner bei Neurolabyrinthitis syphilitica (Beck). Gelegentlich wird sie auch bei akuten Mittelohreiterungen gesehen, am häufigsten bei nekrotisierender Scharlach- und Diphtherie-Otitis. Hier erklärt Zange[9] die symptomlose Ausschaltung dadurch, daß der rasche Gewebszerfall im Mittelohr frühzeitig die Schleimhaut entspannt und sie mittelohrwärts entlastet, während in das Labyrinth nur geringe Mengen von Keimen und Keimgiften eindringen. So kann trotz der akuten Form der Entzündung langsam eine seröse Labyrinthitis entstehen, die zum symptomlosen Labyrinthausfall führt.

C. Reizung und Lähmung des Labyrinthes.

Während wir uns bei den Symptomenkomplexen vollständiger Labyrinthausschaltung auf einigermaßen gesichertem Boden befinden, wird dieser sehr schwankend bei den Versuchen, die Vorstufen der vollständigen Zerstörung, die Reizung und Lähmung des gesamten Labyrinthes oder von Teilen desselben zu erfassen. Hier fehlen anatomische Kontrollen. Denn bei der Feinheit der labyrinthären Gebilde kann es sich nur um mikroskopische Feststellungen handeln. Aber abgesehen davon, daß entsprechende Präparate sehr selten sind, da rein labyrinthäre Erkrankungen nicht zum Tode führen, hindert uns bisher die zur mikroskopischen Untersuchung notwendige Entkalkung, von den feinen Labyrinthgebilden einwandfreie Befunde zu erheben.

So sind wir nur auf klinische Feststellungen und Analogieschlüsse mit Tierexperimenten angewiesen.

Bei der klinischen Prüfung müssen wir uns stets vor Augen halten, daß die physiologische Breite der experimentellen Vestibularreaktionen sehr groß ist, daß wir daher bei der experimentellen Prüfung nur selten Werte bekommen, die absolut im Sinne einer gesteigerten oder herabgesetzten Erregbarkeit verwertbar sind. Da aber die relativen Unterschiede in der Erregbarkeit beider Seiten unter normalen Verhältnissen nur sehr gering sind, so können wir auch aus unerheblichen Unterschieden auf eine gestörte Funktion schließen, wenn dieselben konstant sind, d. h. bei wiederholten Untersuchungen immer in demselben Sinne auftreten.

[1] Beck, O.: Labyrinthausschaltung mit geringen subjektiven Erscheinungen. Österr. otol. Ges., Juni 1923. Ref. Zbl. Hals- usw. Heilk. **4**, 457 (1924).

[2] Ruttin, E.: Symptomlose Labyrinthausschaltung. Österr. otol. Ges., 21. V. 1912. Ref. Zbl. Ohrenheilk. **10**, 543 (1912).

[3] Hofer, J.: Zwei Fälle symptomloser, allmählicher Labyrinthausschaltung nach Radikaloperation bei chronischer Mittelohreiterung usw. Österr. otol. Ges., 28. X. 1912. Ref. Zbl. Ohrenheilk. **11**, 148 (1913).

[4] Beck, O.: Symptomlose Labyrinthausschaltung, Labyrinthoperation, Heilung. Österr. otol. Ges., 21. III. 1923. Ref. Zbl. Hals- usw. Heilk. **4**, 103 (1924) — Zur Klinik und zum Verlauf der serösen Labyrinthitis. Österr. otol. Ges., 27. X. 1924. Ref. Zbl. Hals- usw. Heilk. **7**, 411 (1925).

[5] Marx, F.: Über tuberkulöse Labyrinthitis. Beitr. Klin. Tbk. **63**, 871 (1926).

[6] Schlander, E.: Die symptomlose Labyrinthausschaltung. Mschr. Ohrenheilk. **59**, 1289 (1925).

[7] Herzog: Zitiert auf S. 392.

[8] Zange, J.: Pathologische Anatomie und Physiologie der mittelohrentspringenden Labyrinthentzündungen. Wiesbaden 1919.

[9] Zange, J.: Über die Eigenart der Funktionsstörungen des inneren Ohres usw. Passow-Schaefers Beitr. **21**, 1 (1924).

Allerdings kann die Entscheidung, welche Seite als krankhaft reagierend anzusprechen ist, unter Umständen sehr schwer sein, um so mehr, als bei unseren experimentellen Reizen strenggenommen stets beide Vestibularapparate erregt werden. Bei Drehung und Lageuntersuchungen wirken die entsprechenden Reize in gleicher Stärke auf beide Labyrinthe ein. Bei unipolarer galvanischer Prüfung kommen Stromschleifen auf die nichtgeprüfte Seite in Betracht, wie wir bezüglich des Cochlearis sehr charakteristisch in einem Falle nachweisen konnten:

Ein vor Jahren auf der rechten Seite labyrinthektomierter Patient gab bei zweimaliger Untersuchung mit dem galvanischen Strome folgendes an: Bei Anode auf dem rechten Tragus, Kathode in der linken Hand hörte er rechts ein Pfeifen, bei Polwechsel rechts Zischen, deutlich vom Pfeifen unterscheidbar. Wurde die differente Elektrode auf dem linken Tragus aufgesetzt, die indifferente in die rechte Hand genommen, dann hörte er bei schwachen Strömen im rechten (!) Ohre bei Anode Zischen, bei Kathode Pfeifen. Einsteigender Strom der einen Seite hatte also auf der anderen Seite die Wirkung des aussteigenden Stromes und umgekehrt[1].

Auch bei mechanischer und kalorischer Reizung eines Ohres sind vasomotorische Wirkungen auf die nichtgeprüfte Seite vorhanden. Konnten wir doch in unseren Untersuchungen mit METZGER[2] bei sensiblen Reizen am Kopfe vasomotorische Einflüsse nicht nur auf der Seite der Reizung, sondern ebenfalls — wenn auch wesentlich schwächer — auf der entgegengesetzten Seite feststellen.

Trotzdem können wir praktisch die mechanische und kalorische Reizung als einseitig ansehen, in beschränktem Maße auch die galvanische unipolare. Auch durch Drehung und Lageänderungen rufen wir in beiden Labyrinthen ungleich starke Erregungen hervor, da wir wissen, daß ampullopetale Endolymphströmung im horizontalen Bogengange — in den vertikalen Bogengängen ist das Verhältnis umgekehrt — einen stärkeren Reiz ausübt als ampullofugale (EWALD) und daß die Otolithen nach MAGNUS auf Zug mit maximaler, auf Druck mit minimaler Erregung ansprechen.

So gilt bei Drehung als allgemeine Regel, daß der Nystagmus von dem Labyrinth ausgelöst wird, nach dessen Seite er schlägt, und bei Lagereaktionen, daß das geschädigte Labyrinth die Tendenz hat, sich nach unten zu kehren.

Wir haben deshalb nur selten nötig, auf andere Hilfsmittel zur Erkennung der kranken Seite zurückzugreifen: die RUTTINsche[3] Doppelspülung, bei der während Kaltspülung beider Ohren Nystagmus zur weniger erregbaren Seite eintritt, oder galvanische gleichzeitige Reizung in gleicher Weise (DYRENFURTH[4]); auch der Cochlearbefund kann zur Erkennung der kranken Seite beitragen, indem eine gleichseitige Cochlearstörung für periphere Labyrinthschädigung spricht.

Bei dem Fehlen pathologisch-anatomischer Grundlagen besteht in der Einteilung der Labyrintherkrankungen keine Einheitlichkeit, und allen solchen liegen mehr klinische und allgemein pathologisch-anatomische als spezielle physiologische Gesichtspunkte zugrunde (MACKENZIE[5], LAUTMANN[6], J. FISCHER[7], GÜTTICH[8]).

Im folgenden werden wir klarzulegen bestrebt sein, inwieweit es gelingt, aus der Fülle klinischer Beobachtungen allgemeine und partielle Funktionsstörungen beim Menschen zu erschließen.

---

[1] GRAHE, K.: Über Halsreflexe und Vestibularreaktion beim Menschen. Z. Hals- usw. Heilk. **3**, 553 (1922) (Kongreßbericht).

[2] GRAHE u. METZGER: Regionäre Gefäßreaktionen am Kopfe usw. Z. Laryng. usw. **1926**, 171.

[3] RUTTIN, E.: Zur Differentialdiagnose der Erkrankungen des vestibularen Endapparates und seiner zentralen Bahnen. Dtsch. otol. Ges. 1909.

[4] DYRENFURTH: Untersuchungen über den Labyrinthschwindel und die elektrische Reizung des Nervus vestibularis. Dtsch. med. Wschr. **1911**, 724.

[5] MACKENZIE, G. W.: Spontaneous nystagmus, vestibular and functional hearing test findings as aids in the differential diagnosis of inner ear and eighth nerve affections. The Laryngoscope **35**, 611 (1925).

[6] LAUTMANN: Contribution au diagnostic des affections de l'appareil vestibulaire, périphérique et central etc. Ann. Mal. Oreille **45**, 575 (1926).

[7] FISCHER, J.: Die Indikation zu chirurgischen Eingriffen am Innenohr. Arch. klin. Chir. **140**, 198 (1926).

[8] GÜTTICH, A.: Gleichgewicht und Gleichgewichtsstörungen. Vers. dtsch. Naturf. u. Ärzte, 21. IX. 1926. Ref. Zbl. Hals- usw. Heilk. **9**, 825 (1927).

1. Allgemeine periphere Funktionssteigerung (Reizung) des Labyrinths.

Eine Reizung im eigentlichen Sinne, d. h. eine Funktionssteigerung, können wir in Übereinstimmung mit anderen Organen auch am Labyrinth beobachten als Vorstadium einer Funktionsherabsetzung, wenn der angreifende „Reiz" sehr schwach ist.

Als solche „Reize" kommen die ersten Stadien von Entzündungen in Betracht. Diese können von der Umgebung aus gegen das Labyrinth vordringen oder von der Blut- oder Lymphbahn ihren Ursprung nehmen. Als Entzündungsprozesse der Umgebung kommen in erster Linie Mittelohrentzündungen in Betracht, die durch den Knochen das Labyrinth erreichen (Paralabyrinthitis) oder durch die Fenstermembranen eindringen, seltener meningeale Erkrankungen, die durch den Meatus acusticus internus oder den Saccus endolymphaticus ihren Weg nehmen.

Auch nichtentzündliche Ursachen vermögen Labyrinthreizungen im Gefolge zu haben, besonders vasomotorische Störungen (Kobrak[1]), die teilweise als Labyrinthhydrops (Wittmaack[2]) oder glaukomartig (Portmann[3]) angesprochen werden.

Außerdem können auch allgemeine Gifte am Labyrinth angreifen, wie besonders die Untersuchungen der Utrechter Schule (vgl. Magnus[4]) und auch vereinzelte klinische Beobachtungen (z. B. Laurens[5]) dargetan haben.

Die meisten der angeführten Schädigungen greifen aber auch an den Hirnbahnen an. Daher wird ein Kranker mit rein peripherer Vestibularstörung nur sehr selten sein, und wir können oft nur vorwiegend periphere Störungen annehmen, ohne zentrale Einwirkungen ausschließen zu können.

Im Schrifttum ist der Begriff der Labyrinth„reizung" im engeren Sinne, d. h. der Funktionssteigerung, nicht klar herausgebildet.

Es beruht dies darauf, daß die Funktionssteigerung nur bei sehr empfindlicher Untersuchungsmethodik erfaßt werden kann und daß sie sehr schnell in das Lähmungsstadium übergeht, so daß sie leicht übersehen wird (Nühsmann[6]). Dazu kommt, daß die Nomenklatur zu Verwirrung Anlaß gibt. Denn wir sprechen klinisch von Labyrinthreizung, wenn Schädigungssymptome wie Nystagmus zur gesunden Seite, Vorbeizeigen und Fall zur kranken Seite vorhanden sind, nennen andererseits auch die kalorischen und galvanischen Reaktionen Reizungen, obwohl diese mit einer Funktionssteigerung nichts zu tun haben.

So finden wir im Schrifttum bei klinischen Beobachtungen die Labyrinthitis serosa oft synonym gesetzt mit Labyrinthreizung, ohne daß unter den beschriebenen Symptomen immer eine Erregbarkeitssteigerung im physiologischen Sinne gemeint ist.

Im allgemeinen wird *Nystagmus zur kranken Seite* als „Reiz"symptom beschrieben (Bárány u. a.). Karbowski[7] hat flimmerartige Zitterbewegungen der Augen als peripheres labyrinthäres Reizzymptom aufgefaßt, die er beim Einbringen von Formalin ins Mittelohr von Kaninchen auftreten sah. Borries[8]

---

[1] Kobrak, F.: Die Gefäßerkrankungen des Ohrlabyrinthes und ihre Beziehung zur Ménièreschen Krankheit. Berl. klin. Wschr. **1920**, 185 — Angioneurotische Octavuskrisen. Passow-Schaefers Beitr. **18**, 305 (1922).

[2] Wittmaack: Handb. d. inn. Med. von Mohr-Staehelin.

[3] Portmann: Le traitement chirurgical des vertiges par l'ouverture du sac endolymphatique. Presse méd. **34**, 1635 (1927).

[4] Magnus, R.: Körperstellung. Berlin: Julius Springer 1924.

[5] Laurens, P.: Un poisson du labyrinthe, la paraphénylénediamine, base de certaines teintures cailaires. Bull. d'Otol. etc. **20**, 161 (1922).

[6] Nühsmann, Th.: Die Differentialdiagnose zwischen entzündlichen Labyrinth- und otogenen Kleinhirnerkrankungen. Arch. Ohrenheilk. **113**, 290 (1925).

[7] Karbowski, B.: Über experimentelle Erzeugung akuter Reizung des Labyrinths usw. Polska Gaz. lek. **3**, 138 (1924); Ref. Zbl. Hals- usw. Heilk. **7**, 527 (1925).

[8] Borries, G. V. Th.: Eine eigentümliche Nystagmusform bei Labyrinthitis serosa. Dän. oto-laryng. Ges. Dezember 1921. Ref. Zbl. Hals- usw. Heilk. **1**, 167 (1922).

beschreibt die verschiedensten Formen von Nystagmus beim Menschen in Rückenlage, die er als Ausdruck einer Labyrinthitis serosa auffaßt. NEUMANN[1] gibt an, daß beim Abklingen einer serösen Labyrinthitis sich zu dem rotatorischen Nystagmus zur kranken Seite ein horizontaler Nystagmus III. Grades zur kranken Seite geselle, der mit dem rotatorischen kombiniert sein oder mit ihm alternieren kann und mit ihm verschwinde. So könne man feststellen, ob eine Labyrinthitis im Beginn (rein rotatorischer Nystagmus) oder im Abklingen sei (rotatorischer kombiniert mit horizontalem Nystagmus).

Wir[2] selbst haben mehrere Fälle von peripherer Funktionssteigerung des Labyrinths mit der eingangs ausgeführten Methodik untersucht und gefunden, daß unter Umständen schon vor dem Auftreten des Nystagmus *Vorbeizeigen* und *Fall zur gesunden Seite* vorhanden sein kann. Diese Vorbeizeige- und Falltendenz kam auch bei der experimentellen Prüfung zum Ausdruck. Es trat bei kalorischer Reizung wie bei der Drehstarkreizung das Vorbeizeigen zur gesunden Seite stärker auf als dasjenige zur kranken. Die Untersuchung auf dem Lagetische ergab Störungen der *Spontanhaltung des Kopfes*, der *Vertikalempfindung* und des *Kopfstellreflexes nach der gesunden Seite* hin, d. h. Vertikalempfindung in der Frontalebene trat bei leichter Neigung zur gesunden Seite ein; der Kopf wurde bei Neigung des Körpers zur gesunden Seite weniger aufgerichtet als bei der gleichen Neigung zur kranken Seite; bei Geradstellung des Körpers wurde der Kopf ein wenig nach der gesunden Seite geneigt und gedreht gehalten. Besonders aber zeigte sich, daß auch der Nystagmus zur kranken Seite latent vorhanden war. Denn abgesehen davon, daß bei kalorischer, rotatorischer und galvanischer Prüfung der Nystagmus zur kranken Seite meist deutlicher in Erscheinung trat als derjenige zur gesunden Seite, wurde mehrfach der latente Nystagmus nach den experimentellen Erregungen manifest.

Diese Beobachtungen zeigen eindringlich die Wichtigkeit, empfindliche Untersuchungsmethoden bei der Vestibularprüfung anzuwenden; denn es war in unseren Fällen nicht etwa der Nystagmus zur kranken Seite nicht vorhanden, die Symptome traten also nicht zeitlich verschieden auf, sondern sie waren infolge der ungleichen Empfindlichkeit der Methodik nur nicht zur gleichen Zeit nachweisbar.

Deshalb ist FRENZEL[3] durchaus zuzustimmen, der jüngst auch die Nystagmusbeobachtungen durch Anwendung einer Leuchtbrille verfeinerte d. h. eine BARTELSsche Konvexbrille von 20 Dioptrien jederseits im Innern mit einem Lämpchen versah, das einerseits die Fixation der untersuchten Person auf ein Minimum herabsetzt, andererseits die Beobachtung des Nystagmus noch mehr erleichtert. Er beschreibt mehrere Fälle, in denen er hinter der Leuchtbrille vestibulären Nystagmus nachweisen konnte, der ohne dieselbe nicht zu sehen war.

Als labyrinthäres „Reizsymptom" ist auch *Pulsverlangsamung* angesprochen worden (BORRIES[4], NEUMANN[5]); auch wir haben verschiedentlich bei starker peripherer Labyrinthreizung (Berührung des Stapes u. ä.) mit stärkstem Nystagmus zur kranken Seite eine sehr auffallende Pulsverlangsamung gesehen. Ob es sich hier aber nicht um Überspringen des starken Reizes auf Vagusbahnen, also mehr um zentrale Vorgänge handelt, erscheint uns noch nicht ausgemacht.

---

[1] NEUMANN, H.: Nystagmusphänomen bei seröser Labyrinthitis. Österr. otol. Ges., 17. XII. 1923. Ref. Zbl. Hals- usw. Heilk. **5**, 3, 124 (1924).

[2] GRAHE, K.: Über Funktionssteigerung des Labyrinths. I. internat. Kongr. f. Hals-Nasen-Ohrenheilk., Kopenhagen 1928.

[3] FRENZEL, H.: Der Nachweis von schwachem, bei gewöhnlicher Beleuchtung nicht sichtbarem Spontannystagmus. Klin. Wschr. **7**, 396 (1929).

[4] BORRIES, G. V. TH.: Theorie des kalorischen Nystagmus. Arch. Ohrenheilk. **113**, 117 (1923).

[5] NEUMANN, H.: Chronische Mittelohreiterung, Radikaloperation, Labyrinthitis serosa, auffallende Pulsverlangsamung. Österr. otol. Ges., 17. XII. 1923. Ref. Zbl. Hals- usw. Heilk. **5**, 425 (1924).

In der Klinik werden wir überhaupt nur selten den peripheren erhöhten Erregungszustand des Labyrinthes vom zentralen abzugrenzen vermögen. Uns erscheint deshalb der Vorschlag von Alexander und Brunner[1], den peripheren Reizzustand als Übererregbarkeit von zentral erhöhter Reizbarkeit als Überempfindlichkeit zu trennen, praktisch kaum durchführbar.

2. Allgemeine periphere Funktionsherabsetzung (Lähmung) des Labyrinthes.

Viel eher vermögen wir die Lähmung eines Labyrinthes zu erkennen. Denn diese pflegt viel länger anzuhalten und viel deutlichere Symptome zu machen als die Erregbarkeitssteigerung, so daß wir sie auch mit gröberer Methodik erfassen können.

Als Ursache kommen dieselben Schädigungen in Betracht, welche in schwächerer Wirkung eine Reizung hervorrufen. Außerdem schuldigt Brunner[2] chronische adhäsive Mittelohrentzündungen an, eine Annahme, der allerdings von Retjö[2] widersprochen wurde.

Von Blutgiften seien maligne Tumoren erwähnt. Démétriades[3] hat festgestellt, daß bei diesen eine Erregbarkeitsverminderung der Vestibularapparate mit dem Wachstum des Tumors bzw. seiner Metastasen parallel geht (Labyrinthindex). Hier sind aber auch zentrale Veränderungen mit maßgebend.

Wir selbst haben ebenfalls verschiedentlich herabgesetzte vestibulare Erregbarkeit bei malignen Tumoren gesehen, können allerdings nicht angeben, ob diese mit dem Wachstum des Tumors parallel geht; besonders scheint die Angabe von Démétriades der Nachprüfung bedürftig, daß bei einseitigen Tumoren, auch bei kopffern sitzenden, stets die gleiche Labyrinthseite stärker geschädigt sei als die Gegenseite.

Geht eine Labyrinthreizung in Lähmung über, dann schlägt der *Schwindel* zur kranken, der *Nystagmus* zur gesunden Seite um. Die gesamten tonischen Körperreaktionen sind nach der kranken Seite gerichtet: *Vorbeizeigen* tritt zur kranken Seite auf Es ist bei schwacher Schädigung nur in Abductionsstellung mit dem Arm der gesunden Seite nachweisbar; bei stärkerer Schädigung ist es auch in Innenstellung mit dem Arm der kranken Seite nach außen vorhanden. In gleicher Weise ist *Kopfneigung* zur kranken Seite vorhanden; von den ausgestreckten Armen sinkt derjenige der kranken Seite ab (Arm-Tonus-Reaktion nach Wodak). *Fall* und die meist empfindlichere *Gangabweichung* sind zur kranken Seite gerichtet.

Bei *experimenteller Prüfung* fühlen wir bei der *Drehschwachreizung* während der Drehung zur kranken Seite weniger Nystagmuszuckungen; dieselben sind unregelmäßiger als bei Drehung zur gesunden Seite und fühlen sich wie gehemmt an; auch die Intensität der Zuckungen kann geringer sein.

Bei der *kalorischen Prüfung* sehen wir den Nystagmus auf der kranken Seite später auftreten oder früher aufhören. Die Angabe von Démétriades und Mayer, daß geringe Lähmung sich durch Verkürzung der Dauer des Nystagmus, höhere Grade durch größere Latenzzeit auszeichnen, können wir[4] nicht bestätigen. Eine Gesetzmäßigkeit in dem Verhalten der Latenzzeit und der Dauer des Nystagmus haben wir bisher nicht feststellen können.

Ist die Schädigung stärker, dann kann bei Spülung mit Wasser von 27° jede Reaktion ausbleiben. In solchem Falle vermögen wir oft durch Spülung von 5 ccm kälteren (bis eisgekühlten) Wassers eine Reaktion hervorzurufen.

---

[1] Alexander u. Brunner: Über labyrinthäre Übererregbarkeit. Z. Hals- usw. Heilk. **3**, 243 (1922) (Kongreßbericht).

[2] Brunner, H.: Über akute Schwindelanfälle bei chronisch adhäsiver Mittelohrentzündung. Mschr. Ohrenheilk. **57**, 317 (1923). — Retjö: Ebenda S. 587. — Brunner, H.: Ebenda S. 588.

[3] Démétriades, Th.: Zur Pathologie des Acusticus bei malignen Tumoren. Mschr. Ohrenheilk. **58**, 974 (1924).

[4] Grahe, K.: Hör- und Gleichgewichtsstörungen bei Nephritis. Z. Hals- usw. Heilk. **8**, 375 (1924).

Nach unseren Erfahrungen ist es nicht nötig mit größeren Wassermengen zu spülen: wir haben niemals beim Ausbleiben einer Reaktion nach Injektion von 5 ccm eisgekühlten Wassers solche durch Vermehrung der Flüssigkeitsmenge erzielt. Im Gegenteil kann die von Kobrak und uns gefundene Hemmung bei der Massenspülung (vgl. Bd. 11, S. 973) schwache Reaktionen unterdrücken.

Die übrigen Reaktionen (das Vorbeizeigen und die Fallreaktion) sind von der Stärke des spontanen Reizes abhängig. Da zu ihm sich der Spülreiz addiert, so sind meistens diese Reaktionen stärker als auf der gesunden Seite.

Nur selten haben wir Fälle gesehen, bei denen die tonischen Körperreaktionen konform mit der Stärke des Augenzuckens herabgesetzt waren. Eine Erklärung für dieses unterschiedliche Verhalten können wir nicht geben. Als erstes Symptom der Lähmung hat de Buys[1] Ausbleiben des Umschlags der kalorischen Reaktion bei Kopfstellungsänderungen angesprochen. Auch Borries[2] beschreibt dieses Symptom bei den verschiedensten Labyrinthschädigungen. In diesem Punkte fehlen uns eigene Erfahrungen.

Bei der *Drehstarkreizung* durch 10malige Drehung auf dem Drehstuhl ist der nach der kranken Seite schlagende Nystagmus, der nach der Drehung zur gesunden Seite auftritt, in Intensität und Dauer herabgesetzt. Bezüglich der Zeige- und Fallreaktion gilt dasselbe wie bei kalorischer Reaktion: meistens finden wir die Reaktionsbewegungen zur kranken Seite stärker, nur selten ebenfalls herabgesetzt.

Vielleicht deutet eine Herabsetzung auf Weiterschreiten des Krankheitsprozesses nach dem Hirn zu. Konnte doch Güttich[3] — wir können seine Beobachtungen bestätigen — als charakteristisch für retrolabyrinthäre Störungen Ausbleiben des Vorbeizeigens nach der Drehung feststellen.

Galvanisch können normale Reaktionen bestehen; doch wird auch Untererregbarkeit beschrieben (vgl. Brunner[4]).

Bei Prüfung der *Lagereaktionen* haben wir bei Bewegungen in der Sagittalebene keine Störungen der *Vertikalempfindungen* gesehen; in der Frontalebene jedoch tritt das Gefühl geradezustehen bei leichter Neigung zur kranken Seite ein. Es handelt sich dabei meist um sehr wenige Grade (ca. 3°), so daß z. B. bei geschädigtem linken Labyrinth der Kranke bei langsamer Aufrichtung von einer Linksneigung von 20° her angibt, bei —6° geradezustehen; beim Aufrichten von einer Rechtsneigung von 20° her bei —2°. Auch bei geringerer Abweichung muß diese immer wieder in gleichem Sinne auftreten.

Der *Kopfstellreflex* ist bei Neigung zur kranken Seite abgeschwächt, so daß bei dem eben genannten Beispiele der Kranke bei Linksneigung von 25° den Kopf weniger aufrichtet und zur Gegenseite dreht als bei der Rechtsneigung um 25°.

Bei Geradestellung des Körpers sehen wir spontan auf dem Vestibulartische eine *Seitenneigung* und meist auch *Drehung des Kopfes* zur kranken Seite auftreten; jedoch kann aus bisher uns unbekannten Gründen die Drehung auch zur gesunden Seite gerichtet sein.

---

[1] de Buys: Contribution à l'étude de la physiologique vestibulaire. Epreuve thermique anormale. Rev. d'Otol. etc. **4**, 321 (1926).

[2] Borries, G. V. Th.: Partielle Affektion des kalorischen Nystagmus. Mschr. Ohrenheilk. **56**, 30 (1922) — Paradoxical labyrinth reactions. Acta oto-laryng. (Stockh.) **4**, 339 (1922).

[3] Güttich, A.: Studien zur Pathologie der Abweichreaktion. Passow-Schaefers Beitr. **16**, 230 (1921).

[4] Brunner, H.: Symptomatologie der Erkrankungen des Nerv. vestib. usw. Handb. d. Neurol. d. Ohres von Alexander-Marburg **1**, 939. Berlin-Wien 1924.

Raddrehungsstörungen der Augen vermochten wir bei gewöhnlicher Labyrinthschädigung nicht regelmäßig nachzuweisen; gelegentlich sind aber solche vorhanden (Kompanejetz[1]).

Nicht immer stimmen — wie wir das eigentlich theoretisch bei peripheren Labyrinthstörungen folgern müßten — die Veränderungen der einzelnen Reaktionen überein. Schon Beyer und Lewandowski[2] geben an, daß sie eine gleichmäßige Schädigung aller Reaktionen nur einmal gesehen hätten, und wir können in jahrelangen Untersuchungen die Seltenheit solcher Beobachtungen durchaus bestätigen.

So möchten wir besonders hervorheben, daß der Umschlag der Reaktionen beim Übergang von Reizung in Lähmung durchaus nicht für alle Symptome gleichzeitig eintritt. Gar nicht selten sehen wir Fälle, in denen der Nystagmus noch zur kranken Seite schlägt, das Vorbeizeigen aber schon zur kranken Seite gerichtet ist.

Wenn aber Neumann und Bondy[3] den gelegentlichen Befund von kalorischer Unerregbarkeit und rotatorischer Erregbarkeit auch als ein peripheres Symptom durch Änderung der Konsistenz der Endolymphe erklären wollen, so vermögen wir ihnen hierin nicht beizupflichten. Wir glauben vielmehr in diesem Reaktionsausfall zentrale Störungen erblicken zu sollen, um so mehr, als er besonders bei der Lues angetroffen wird (O. Beck[4]), bei der meningeale Veränderungen als Ursache der Octavusstörungen einwandfrei nachgewiesen sind (Knick[5], O. Voss[6]).

D. Partielle Labyrinthstörungen.

Noch unsicherer wird unsere Erkennung partieller Labyrinthstörungen. Hier erscheint die Trennung in Reizung und Lähmung vorläufig undurchführbar.

Für die feinere Diagnostik kommt erschwerend hinzu, daß unsere Untersuchungsmethoden beim Menschen bisher gar nicht auf eine Differentialdiagnostik der einzelnen Labyrinthteile eingestellt waren. Die adäquaten Reizarten erschöpften sich in Anwendung der Drehung — also einer Bogengangserregung — noch dazu in Form der absoluten Überreizung durch mehrfache Umdrehungen. Otolithenprüfungen hingegen wurden — unsere Funktionsprüfungen auf dem Vestibulartische sind neuen Datums — systematisch gar nicht vorgenommen, sondern erstreckten sich nur gelegentlich auf — methodisch sehr unsichere! — Prüfung der Raddrehung der Augen. Denn die von Quix angewandten klinischen Untersuchungen auf Otolithenstörungen, die in den romanischen Ländern teilweise Eingang gefunden haben, beruhen, wie wir schon erwähnten, auf rein spekulativer Basis, stehen sogar teilweise mit experimentellen Erfahrungen im Widerspruch, sind also nicht verwendbar. Und von den inäquaten Reizen greift die kalorische Erregung, die klinisch allein eine besondere Bedeutung gewonnen hat, zwar in erster Linie am horizontalen Bogengange an, aber sie stellt durchaus keinen reinen Labyrinthreiz dar (vgl. S. 392/3), so daß auch ihr Angriffspunkt nicht ganz einheitlich angenommen wird (vgl. Bd. 11, S. 974/75). Sie stellt also funktionell im wesentlichen eine Unterstützung der Drehprüfung dar. Die galvanische Untersuchung andererseits wirkt auf das gesamte Labyrinth mit Ein-

---

[1] Kompanejetz: Über den Erregungsmechanismus des Otolithenapparates. Z. Hals- usw. Heilk. **19**, 231 (1927).

[2] Beyer u. Lewandowski: Über den Bárányschen Zeigeversuch. Z. Neur. **1913**.

[3] Neumann u. Bondy: Über vestibulare Nachempfindungen. Österr. otol. Ges., 30. I. 1911. Ref. Zbl. Ohrenheilk. **1911**, 294.

[4] Beck, O.: Über den primären Sitz der Erkrankung bei der Heredolues des Ohres. Dtsch. otol. Ges. **1921**, 323.

[5] Knick u. Zaloziecki: Über Acusticuserkrankungen im Frühstadium der Lues, insbesondere nach Salvarsan. Berl. klin. Wschr. **1912**, Nr 14 u. 15.

[6] Voss, O.: Über Hör- und Gleichgewichtsstörungen bei Lues. Dtsch. otol. Ges. **1913**, 295.

schluß des Nervenstammes ein, ermöglicht deshalb ebenfalls keine weitere intralabyrinthäre Differenzierung.

Ätiologisch kommen umschriebene Entzündungen in Betracht, die vom Mittelohr oder Warzenfortsatz her gegen das Labyrinth vordringen können oder vom Schädelinnern her (Meatus acusticus internus, Saccus endolymphaticus, direkte Knocheneinschmelzung) ihren Ausgang nehmen.

ZANGE[1] hat darauf hingewiesen, daß Entzündungen im Bereiche der Bogengänge infolge der Enge der Kanäle und der natürlichen bindegewebigen Scheidewände im perilymphatischen Raume eher begrenzt bleiben als solche, die vom Vestibulum (Promontorium) her in das Labyrinth eindringen.

Als nichtentzündliche Ursachen seien umschriebene Blutungen, Schädigungen durch Gefäßspasmen und ähnliche Noxen genannt.

Ferner besteht die Möglichkeit elektiver Giftwirkungen bakterieller oder chemischer Art. Wie elektiv entsprechende Gifte angreifen, haben die Tierexperimente der Utrechter Schule mit Alkohol, Nicotin, Campher, Chenopodiumöl u. a. gezeigt (vgl. MAGNUS[2]). Zu gleicher Zeit haben diese exakten Versuche aber auch dargetan, wie vorsichtig man in der Abgrenzung zentraler und peripherer Störungen sein muß. Beim Menschen sind aber solche Versuche kaum angestellt (BÁRÁNY und ROTHFELD[3], KOBRAK[4]).

1. Bogengangsstörungen.

Gerade an den Bogengängen kommen umschriebene entzündliche Erkrankungen relativ häufig vor, nicht nur, weil hier, wie wir eben erwähnten, eine Entzündung eher umschrieben bleibt, sondern auch weil gerade der horizontale Bogengang an der Antrumsschwelle am meisten Schädigungen ausgesetzt ist.

Hier liegt nicht nur der Hauptentzündungsherd bei länger dauernden Mittelohreiterungen, sondern hier ist der horizontale Bogengang auch am ehesten operativen Insulten ausgesetzt, so daß Labyrinthwandnekrosen an dieser Stelle am leichtesten auftreten (NEUMANN, KREBS, RUTTIN, POPPER[5]).

Hat eine solche Labyrinthitis circumscripta (JANSEN[6], HINSBERG[7]) zur Einschmelzung der knöchernen Wand geführt, dann tritt als hervorstechendstes Merkmal das Fistelsymptom auf.

a) Das Fistelsymptom.

Verdichtung und Verdünnung der Luft des Gehörganges bewirken analog dem EWALDschen pneumatischen Hammer Verschiebungen der Bogengangsendolymphe und lösen dadurch vestibulare Reizerscheinungen aus.

Da die Fistel aus den oben angeführten Gründen meistens am horizontalen Bogengange sitzt, so tritt bei Kompression in diesem eine ampullopetale Strömung, umgekehrt bei Aspiration ampullofugales Ausweichen der Endolymphe ein und dementsprechend bei Kompression *Nystagmus* zur gleichen Seite bzw. langsame Augenabweichung zur Gegenseite (typisches Fistelsymptom). Läßt man den Druck längere Zeit anhalten, dann hört nach einiger Zeit der Nystagmus auf und schlägt um (komplettes Fistelsymptom, ZYTOWITSCH[8]).

---

[1] ZANGE: Pathologische Anatomie und Physiologie der mittelohrentspringenden Labyrinthentzündungen. München 1920.

[2] MAGNUS, R.: Körperstellung. Berlin 1924.

[3] BÁRÁNY u. ROTHFELD: Untersuchungen des Vestibularapparates bei akuter Alkoholvergiftung und bei Delirium tremens. Dtsch. Z. Nervenheilk. **50**, 133 (1923).

[4] KOBRAK, F.: Die vegetative Labyrinthneurose. Zbl. Ohrenheilk. **18**, 289 (1920).

[5] POPPER, zitiert nach E. SCHLANDER: Klinik und Ausgänge der Labyrinthitis circumscripta. Z. Hals- usw. Heilk. **10**, 117 (1924) (Kongreßbericht).

[6] JANSEN: Über eine häufige Art der Beteiligung des Labyrinths bei Mittelohreiterungen. Arch. Ohrenheilk. **45**, 193 (1898).

[7] HINSBERG, V.: Über Labyrintheiterungen. Z. Ohrenheilk. **40**, 117 (1901).

[8] ZYTOWITSCH: Komplettes Fistelsymptom; Entstehungsmechanismus desselben. Mschr. Ohrenheilk. **47**, 837 (1913).

Dieses typische Fistelsymptom zeigt aber oft Abweichungen, nicht nur in dem Sinne, daß es umgekehrt ausfällt, sondern auch indem es bei verschiedenen Untersuchungen wechselt.

So sah Ruttin[1] in 116 Fällen 22mal das umgekehrte Fistelsymptom, Holmgren[2] unter 57 Fällen 6mal, Schlander[3] unter 83 Fällen 13mal Umkehr, 2mal wechselnden Nystagmus, 2mal Vertikalnystagmus. Nylén[4] beobachtete bei 122 Fällen 103mal Reaktion auf Druck und Aspiration, 17mal nur auf Druck, 1mal nur auf Aspiration. Andere größere Zusammenstellungen stammen von Lund[5], Mygind[6] und Ramadier[7], in denen ebenfalls mehrfache Abweichungen vom typischen Verhalten festgestellt wurden.

Vertikalnystagmus beim Fistelsymptom haben Hofer[8], Beck[9] und Bondy[10] beschrieben neben den eben genannten Fällen von Schlander.

Über wechselndes Fistelsymptom berichten ferner Ruttin[11], Bondy[12] und Urbantschitsch[13].

Umkehrung des Fistelsymptomes haben Møller[14], Bondy[15] und Urbantschitsch[16] mitgeteilt.

Auch beim Anhalten des Druckes sind mehrfache Abweichungen beschrieben: so Bestehenbleiben des Nystagmus ohne Umkehr (Ruttin[17]), Auftreten des Nystagmusanfalles erst $^1/_4$ Stunde nach der Lufteinblasung (Ruttin[18]), Einsetzen des Nystagmus beim Nachlassen des Druckes (Lund[5], Schmidt[19], Nylén[4]), Gleichbleiben der Nystagmusrichtung bei Druck und Aspiration (Ruttin[20]).

---

[1] Ruttin: Funktionsprüfung des Vestibularapparates. Handb. d. Hals-Nasen-Ohrenheilk. von Denker-Kahler **6 I**, 995.

[2] Holmgren, zitiert nach Ruttin.

[3] Schlander, E.: Klinik und Ausgänge der Labyrinthitis circumscripta. Z. Hals- usw. Heilk. **10**, 117 (1924).

[4] Nylén: A clinical study of the labyrinthine Fistula symptoms and the Pseudo-Fistula Symptoms in Otitis. Acta oto-laryng. (Stockh.), Suppl. **3**, 1.

[5] Lund, R.: Bemerkungen über den experimentellen Nystagmus im Anschluß an einige Fälle eigentümlichen Verhaltens bei der Fistelprobe. Ugeskr. Laeg. (dän.) **84**, 934 (1922). Ref. Zbl. Hals- usw. Heilk. **2**, 142 (1923).

[6] Mygind, S. H.: Some Remarks upon fistula symptoms. Acta oto-laryng. (Stockh.) **6**, 79 (1924).

[7] Ramadier, J.: L'épreuve pneumatique. Ann. Mal. Oreille **47**, 149 (1926).

[8] Hofer, J.: Verhalten des kalorischen Kaltwassernystagmus bei Fällen mit Labyrinthfistel. Mschr. Ohrenheilk. **45**, 560 (1911).

[9] Beck, O.: Vertikaler Kompressions- und Aspirationsnystagmus. Österr. otol. Ges., 25. I. 1914. Mschr. Ohrenheilk. **45**, 56 (1914).

[10] Bondy, G.: Vertikales Fistelsymptom, nach Eröffnung des Antrums nicht mehr auslösbar. Österr. otol. Ges., 30. III. 1925. Zbl. Hals- usw. Heilk. **7**, 922 (1925).

[11] Ruttin, E.: Klinische und pathologisch-histologische Beiträge zur Frage der Labyrinthfistel. Mschr. Ohrenheilk. **43**, 121 (1909).

[12] Bondy: Umkehrung des Fistelsymptoms nach der Operation. Österr. otol. Ges., Dezember 1921. Ref. Mschr. Ohrenheilk. **56**, 140 (1922).

[13] Urbantschitsch, E.: Atypische Form des Fistelsymptoms usw. Mschr. Ohrenheilk. **56**, 550 (1922).

[14] Møller, J.: Ein Fall von Labyrinthfistel mit abweichendem Fistelsymptom. Dän. oto-laryng. Ges., Oktober 1921. Ref. Zbl. Hals- usw. Heilk. **1**, 164 (1922).

[15] Bondy: Umkehrung des Fistelsymptoms nach der Operation. Österr. otol. Ges., Dezember 1921. Ref. Zbl. Hals- usw. Heilk. **1**, 275 (1922).

[16] Urbantschitsch, E.: Eigentümliches Fistelsymptom bei chronischem Adhäsivprozeß des Mittelohres. Österr. otol. Ges., Januar 1922. Ref. Zbl. Hals- usw. Heilk. **1**, 276 (1922).

[17] Ruttin, E.: Labyrinthfistel bei akuter Otitis. Nystagmusanfall bei Kompression. Österr. otol. Ges., 25. II. 1924. Ref. Zbl. Hals- usw. Heilk. **5**, 428 (1924).

[18] Ruttin, E.: Nystagmus nach Lufteinblasung. Österr. otol. Ges., 26. IV. 1926. Ref. Zbl. Hals- usw. Heilk. **9**, 574 (1926).

[19] Schmidt, V.: Fistelsymptom. Dän. oto-laryng. Ges., 2. XII. 1922. Ref. Zbl. Hals- usw. Heilk. **3**, 217 (1923).

[20] Ruttin, E.: Ein bisher noch nicht beobachtetes Fistelphänomen. Österr. otol. Ges., 28. IV. 1913. Ref. Zbl. Ohrenheilk. **11**, 445 (1913).

Die Verschiedenheit des Ausfalls der Fistelprobe liegt einmal an der Regellosigkeit des Labyrinthwanddefektes, der nicht nur am horizontalen Bogengang eintritt, und auch hier unter Umständen eine längliche, schräge Richtung nach hinten aufweisen kann, so daß die Richtung der Endolymphströmung umgekehrt ist (RUTTIN). Andererseits kann die Fistel weiter hinten liegen (HERZOG[1]); auch ein Ventilverschluß durch Granulationen ist angenommen worden (SCHMIDT[2]). Ferner vermögen Veränderungen des Bogengangsinhalts (Verstopfung durch Exsudat) einen Wechsel der beobachteten Symptome hervorzurufen (BÁRÁNY). Auch der Zustand der Nervenendstellen, die in den verschiedensten Reizungs- und Lähmungsstadien sich befinden können, scheint uns zur Verschiedenheit des Ausfalls der Fistelprobe mit beitragen zu können. Dazu kommen reflektorische Einflüsse infolge der bei der Probe gesetzten sensiblen Reize (BORRIES[3]).

Erwähnt sei, daß nach OHM[4] die Auslösung des Fistelsymptoms im Dunkeln leichter gelingt.

Im Gegensatze zu der von BÁRÁNY und RUTTIN angenommenen Theorie, daß der Nystagmus bei der Fistelprobe durch Endolymphströmung im Bogengange nach Art des EWALDschen pneumatischen Hammers entstehe, hat MYGIND[5] eine Otolithenreaktion angenommen. Gegen eine Bogengangsreaktion spreche, daß bei Fisteln an den vertikalen Bogengängen derselbe Nystagmus auftrete wie bei Fisteln am lateralen Bogengange, während umgekehrt sowohl bei Fistel an dem lateralen Bogengange wie im Vestibulum vertikale Augenbewegungen auftreten können; ferner daß das Fistelsymptom nicht nur anhalte, während der Druck verändert wird, sondern auch solange er ausgeübt wird. Des weiteren soll, wenn man während der Operation direkt auf die Fistel drückt, meistens eine langsame Phase nach der einen Seite auftreten. Beim Nachlassen des Druckes aber sollen die Augen nur bis zur Mittellinie zurückgehen, nicht bis zur entgegengesetzten Seite. BORRIES[6] glaubt, daß es sich bei dem Labyrinthfistelsymptom um eine generelle Labyrinthreaktion handle, bei der die Bogengänge und Otolithen in gleicher Weise beteiligt sind. RUTTIN[7] hat entgegen MYGIND an seiner früheren Auffassung festgehalten, und NYLÉN[8] konnte für Meerschweinchen die Unhaltbarkeit der MYGINDschen Theorie beweisen, indem er sowohl mit wie ohne Otolithen in gleicher Weise das Fistelsymptom auszulösen vermochte.

Bei der Auslösung des Fistelsymptoms tritt nicht nur Nystagmus auf, sondern auch *Vorbeizeigen* (GÜTTICH[9]) und Fallreaktion (KLESTADT[10]). In besonderen Fällen wurde auch *Kopfnystagmus* beobachtet (URBANTSCHITSCH, RUTTIN, SCHEIBE, HOFER, BALDENWECK und BLOCH, SCOTT[11]). Dieser ist nach

---

[1] HERZOG, K.: Mechanik des Fistelsymptomes. Dtsch. otol. Ges. **1910**, 247.

[2] SCHMIDT: Zitiert auf S. 402.

[3] BORRIES, G. V. TH.: Vasculäre Labyrinthfistelsymptome. Mschr. Ohrenheilk. **47**, 644 (1923).

[4] OHM, J.: Über die Abhängigkeit des labyrinthären Drucknystagmus (Fistelzeichen) von der Beleuchtung usw. Acta oto-laryng. (Stockh.) **9**, 195 (1926).

[5] MYGIND, S. H.: Wie entsteht das Labyrinthfistelsymptom? Z. Hals- usw. Heilk. **8**, 540 (1924) — Wie entsteht das Labyrinthfistelsymptom? Dän. oto-laryng. Ges., 6. IV. 1924. Ref. Zbl. Hals- usw. Heilk. **7**, 197 (1925) — How does the labyrinthfistulasymptoms arrise? J. Laryng. a. Otol. **39**, 498 (1924) — Wie entsteht das Labyrinthfistelsymptom? Antwort an Herrn Dr. BORRIES. Z. Hals- usw. Heilk. **9**, 401 (1924).

[6] BORRIES, G. V. TH.: Wie entsteht das Labyrinthfistelsymptom? Z. Hals- usw. Heilk. **9**, 250 (1924) — Die Auslösungsstelle des Labyrinthfistelsymptoms. Antwort an Herrn S. H. MYGIND. Ebenda **11**, 206 (1925).

[7] RUTTIN, E.: Bemerkungen zur Arbeit S. H. MYGINDS: Wie entsteht das Labyrinthfistelsymptom? Z. Hals- usw. Heilk. **9**, 541 (1925).

[8] NYLÉN, C. O.: Ist das Labyrinthfistelsymptom eine Otolithenfunktion oder nicht? Z. Hals- usw. Heilk. **9**, 398 (1924).

[9] GÜTTICH, A.: Studien zur Pathologie der Abweichreaktion. Passow-Schaefers Beitr. **16**, 230 (1921).

[10] KLESTADT, W.: Mittelohreiterung und circumscripte Labyrinthitis. Dtsch. med. Wschr. **48**, 276 (1922).

[11] SCOTT, zitiert nach BORRIES: Kopfnystagmus beim Menschen. Arch. Ohrenheilk. **108**, 127.

den Untersuchungen von Borries als Zeichen vestibularer oder allgemeiner nervöser Übererregbarkeit anzusprechen.

Die *Funktionsprüfung des Labyrinths* wird bei vorhandener Knochenfistel abhängen vom Vordringen der Entzündung und dem Funktionszustand der Sinnesendzellen. Infolgedessen sind im klinischen Bilde auch die Funktionsstörungen nicht einheitlich.

So wechselt der *Schwindel*. Bárány[1] nennt große Schwindelanfälle solche, die spontan auftreten, also auf einer entzündlichen Reizung der Nervenendstellen beruhen, und kleine diejenigen, die bei schnellen Kopfbewegungen einsetzen.

Der *Spontannystagmus* ist rotatorisch und schlägt meist zur kranken Seite als Ausdruck eines Reizzustandes des Labyrinthes, kann aber auch zur gesunden Seite schlagen (bei Lähmung der Endstellen) oder nach beiden Seiten gerichtet sein. Als besonders charakteristisch hat Hofer[2] ein beständiges Hinundherwogen der Augen angesprochen.

Rhythmische Augenbewegungen waren schon von Zeroni, Bárány (undulierender Nystagmus), Scott und Ruttin beschrieben, ohne einen Zusammenhang mit einer Labyrinthfistel anzunehmen. Rhythmische Schwindelerscheinungen hatten schon v. Stein und Gradenigo beobachtet (vgl. Borries[3]). Mygind[4] führte diese Symptome auf Pulsation vascularisierter Labyrinthfisteln zurück und vermochte seine Annahme dadurch zu stützen, daß es ihm gelang, Nystagmus auch durch Carotiskompression hervorzurufen (*Carotisfistelsymptom*).

Druck auf die Carotis macht horizontal-rotatorischen Nystagmus zur gesunden Seite, evtl. zuerst eine langsame Bewegung nach der kranken Seite. Bei anhaltendem Drucke hört meist der Nystagmus auf oder geht in undulierenden oder entgegengesetzten Nystagmus über. Nachlassen des Druckes bewirkt Umschlag des Nystagmus.

Borries[3] zeigte, daß das Carotissymptom auf vermehrter Gefäßfüllung beruhe (schon 1907 hatte Neumann durch Jugulariskompression Nystagmus hervorzurufen vermocht). Er rief den gleichen Nystagmus hervor durch Anlegen einer Staubinde um den Hals (Stasenfistelsymptom), durch Anwendung der Bauchpresse und durch Einatmen von Amylnitrit, analog Einzelbeobachtungen von Rosenfeld und Olrik, weist aber besonders darauf hin, daß bei allen Arten der Auslösung auch reflektorische Momente eine wichtige Rolle spielen.

Entsprechende Fälle haben Nylén[5] und Ramadier und Huet[6] mitgeteilt. Doch kommen auch hier Abweichungen vor, wie sie von Ohnacker[7] beschrieben sind. Auch braucht das Carotisfistelsymptom nicht mit dem gewöhnlichen Fistelsymptom parallel zu gehen (Borries).

Bei der *experimentellen Untersuchung* einer circumscripten Labyrinthitis wird als besonders charakteristisch Nystagmus bei *schnellen Kopfbewegungen* angesprochen. Bárány[1] hatte für die Richtung dieses Nystagmus bestimmte Regeln aufgestellt. Die Zusammenstellungen von Borries[8] haben aber gezeigt, daß diese Regeln sich nicht halten lassen, sondern daß bei langsamen wie bei raschen Kopfbewegungen der Nystagmus sowohl nach derselben wie nach der der Bewegungsrichtung entgegengesetzten Seite schlagen kann.

---

[1] Bárány, R.: Die nervösen Erscheinungen des Cochlear- und Vestibularaapprates. Im Handb. d. Neurol. von Lewandowsky **I II**, 919. Berlin 1910.

[2] Hofer, I.: Klinische Studien über die Labyrinthitis circumscripta usw. Mschr. Ohrenheilk. **48**, 921 (1914) — Klinische Befunde bei Labyrinthfisteln. Dtsch. otol. Ges. **1913**, 378.

[3] Borries, G. V. Th.: Vasculäre Labyrinthfistelsymptome. Mschr. Ohrenheilk. **47**, 644 (1923).

[4] Mygind, S. H.: Ein neues Labyrinthfistelsymptom. Z. Ohrenheilk. **77**, 70 (1918).

[5] Nylén, C. O.: Labyrinthfistel mit pulsatorischen Bewegungen des Kopfes und der Augen. Schwed. Ärzteges., Otiatr. Sektion, 27. I. 1922. Ref. Zbl. Hals- usw. Heilk. **7**, 125 (1925).

[6] Ramadier u. Huet: Nystagmus d'origine circulatoire dans un cas de fistule labyrinthique. Arch. internat. Laryng. etc. **5**, 359 (1926).

[7] Ohnacker, P.: Beiträge zur Klinik und Diagnose vasculärer Vestibularsymptome. Z. Hals- usw. Heilk. **2**, 401 (1922).

[8] Borries, G. V. Th.: Klinische Untersuchungen über die durch Kopfbewegungen und Kopfstellungen ausgelösten Nystagmusanfälle. Mschr. Ohrenheilk. **57**, 644 (1923).

Dieser Nystagmus bei schnellen Kopfbewegungen wird von verschiedenen Autoren als Symptom der Erkrankung der Labyrinthkapsel, einer Paralabyrinthitis, angesehen, ohne daß schon eine Fistel vorhanden zu sein braucht (NEUMANN[1], BÁRÁNY[2], BÉNÉSI[3], BRUNNER[4]). BRUNNER nimmt an, daß Veränderungen der Endolymphe diese leichte Ansprechbarkeit bedingen. Jedenfalls ist nach CHAROUSEK[5] dieses Symptom nicht als Zeichen einer Übererregbarkeit anzusprechen, da es sehr häufig mit kalorischer und rotatorischer Untererregbarkeit einhergeht. BORRIES[6] lehnt jedoch den Nystagmus bei schnellen Kopfbewegungen als charakteristisch für Labyrinthfistel ab.

Die übrige *Drehuntersuchung* kann normale Verhältnisse anzeigen, ist aber oft mit Untererregbarkeit verbunden.

Ebenso ergibt die experimentelle Untersuchung durch *Spülung* wechselnde Resultate. Neben normaler Erregbarkeit findet sich häufig Untererregbarkeit, gelegentlich auch völlige Unerregbarkeit (RUTTIN[7]). Betreffs der von ALEXANDER[8] anfänglich angenommenen Übererregbarkeit konnte RUTTIN[9] durch Doppelspülung nachweisen, daß das kranke Labyrinth schlechter erregbar ist. Kalorisch abnorme Reaktionen bei Paralabyrinthitis hat FREY[10] beschrieben. Regelmäßig fand HOFER[11] bei 6 von 21 Fällen mit Fistelsymptom, von denen die übrigen 15 normale Verhältnisse aufwiesen, bei Seitenneigung des Kopfes keine Umwandlung des ursprünglich rotatorischen Nystagmus in horizontalen und deutet diesen Befund als Ausschaltung des horizontalen Bogenganges (kalorisches Fistelsymptom).

Als weiteres Zeichen von Fistel hat BRÜNINGS außerordentlich leichtes Ansprechen auf *galvanische Reize* beschrieben und als galvanisches Fistelsymptom bezeichnet (vgl. HOFER[11]). Doch ist auch paradoxe galvanische Reaktion beobachtet (HOFER[12]).

Das Fistelsymptom kommt nicht nur bei Labyrinthfisteln vor, sondern unter Umständen auch ohne solche.

Besonders häufig wurde es bei hereditärer Syphilis beobachtet (HENNEBERT[13]). Seine Richtung ist der des gewöhnlichen Fistelsymptoms entgegengesetzt (Literatur bei LUND[14] und BECK[15]). Doch kommen auch umgekehrte Reaktionen vor. Es ist meist mit Abweichungen der kalorischen und rotatorischen Erregbarkeit verbunden.

---

[1] NEUMANN: Über circumscripte Labyrintheiterung. Dtsch. otol. Ges. **1907**, 267.

[2] BÁRÁNY, R.: Über die durch rasche Kopfbewegungen ausgelösten Schwindelanfälle usw. Wien. med. Wschr. **60**, 210 (1910).

[3] BÉNÉSI: Zur Klinik der Erkrankungen der Innenohrkapsel. Mschr. Ohrenheilk. **57**, 768 (1923).

[4] BRUNNER, H.: Über die klinische Bedeutung des durch rasche Kopfbewegungen auslösbaren Nystagmus. Arch. Ohrenheilk. **114**, 81 (1925).

[5] CHAROUSEK: Die vestibuläre Erregbarkeit bei Labyrinthfisteln. Z. Hals- usw. Heilk. **14**, 56 (1926).

[6] BORRIES, G. V. TH.: Zitiert auf S. 404.

[7] RUTTIN: Zitiert auf S. 402.

[8] ALEXANDER, G.: Akute circumscripte Labyrinthitis. Mschr. Ohrenheilk. **41** (1907).

[9] RUTTIN, E.: Zur Differentialdiagnose der Erkrankungen des vestibularen Endapparates usw. Dtsch. otol. Ges. **1909**, 169.

[10] FREY: Ein Fall von chronischer Labyrinthitis; interessantes Funktionsprüfungsresultat usw. Österr. otol. Ges., 30. X. 1911. Ref. Zbl. Ohrenheilk. **10**, 121 (1912).

[11] HOFER, I.: Verhalten des kalorischen Kaltwassernystagmus bei Fällen mit Fistelsymptom. Mschr. Ohrenheilk. **45**, 560 (1911).

[12] HOFER, I.: Paradoxe galvanische Vestibularreaktion in einem Falle linksseitiger chronischer Mittelohrentzündung usw. Österr. otol. Ges., 29. IV. 1912. Ref. Zbl. Ohrenheilk. **10**, 534 (1912).

[13] HENNEBERT: Réflexes oto-ocularis. Presse oto-laryng. Belg. **1905**, 210.

[14] LUND, R.: Über den negativen Ausfall von RINNES Versuch und die gleichzeitige Anwesenheit von HENNEBERTS Fistelsymptom bei kongenital syphilitischen Labyrinthleiden. Z. Ohrenheilk. **80**, 293 (1921).

[15] BECK, O.: Syphilis des Ohres und seiner zentralen Bahnen. Handb. f. Hals-Nasen-Ohrenheilk. von DENKER-KAHLER **7**, 650. Berlin-München 1926.

Lund erklärt dieses Fistelsymptom durch Nachgiebigkeit des Stapes auf Druck infolge von Granulationsbildung. Wir glauben aber eher hier zentrale Veränderungen annehmen zu sollen, wie das z. B. auch Borries[1] tut.

Auch sonst ist gelegentlich ein Fistelsymptom ohne Fistel beobachtet worden (Ruttin). Hier dürften ebenfalls abnorme Reflexwirkungen vorliegen.

Unsicher in seiner Deutung ist ferner das von Nylén und Karlefors[2] beschriebene *Pseudofistelsymptom*. Diese Autoren fanden bei Anwendung starken Druckes nach zwei bis mehreren Minuten horizontalrotatorischen Nystagmus zur komprimierten bzw. umgekehrt bei Aspiration solchen zur nicht komprimierten Seite. Bei unmittelbarer Wiederholung ermüdet das Symptom. Bárány glaubt, daß die Ermüdung auf zentrale Vorgänge hinweist, während Nylén periphere Reize annimmt, nämlich langsames Ausweichen der Endolymphe in den Saccus endolymphaticus.

Fast alle bisher angeführten Beobachtungen sind nach klinischen Gesichtspunkten gemacht und in physiologischem Sinne nur sehr bedingt verwertbar.

b) Andere isolierte Bogengangsstörungen.

Eher sind als *isolierte Bogengangsstörungen* einzelne Beobachtungen aufzufassen, bei denen allerdings eine pathologisch-anatomische Kontrolle fehlt.

So beschreibt de Kleijn[3] bei einem Kinde, das im Anschlusse an Grippe Anfälle von petit mal bekam, Ausbleiben des horizontalen Nachnystagmus. Rotatorischer und vertikaler Drehnachnystagmus waren normal. Bei kalorischer Reizung rechts verschwand der Nystagmus bei Einnahme der Optimumstellung für den horizontalen Bogengang völlig. Kein reaktives Vorbeizeigen im Schultergelenk, optisch horizontaler Nystagmus auslösbar. Hier dürfte eine isolierte Störung im horizontalen Bogengange, vielleicht auch, wie de Kleijn annimmt, in der Bahn des horizontalen Nystagmus vorgelegen haben.

Ob auch ein Fall von Vail[4] als Bogengangsstörung aufgefaßt werden darf, bei dem der Nachschwindel bei Reizung des horizontalen Bogenganges herabgesetzt war, erscheint fraglich.

Eine Erkrankung des linken frontalen Bogenganges nimmt Ruttin[5] an bei einem Kranken, der in Linkslage des Kopfes oder Wendung des Kopfes aus der Mittellage nach links bzw. aus der linken Seitenlage nach der Mitte rotatorischen Nystagmus nach rechts bekam.

2. Otolithenerkrankungen.

Isolierte periphere Otolithenerkrankungen haben wir bei unseren Untersuchungen auf Otolithenstörungen verschiedentlich im Beginn und im Ablauf entzündlicher Mittelohrerkrankungen gesehen.

Bei einseitigen Störungen fanden wir: *Störung der Vertikalempfindung* in dem Sinne, daß in der Frontalebene eine Verlagerung der scheinbaren Vertikalen zur kranken Seite statthatte, während bei Drehung in der Sagittalebene keine Störungen nachweisbar waren. *Spontanhaltung des Kopfes* auf dem Vestibulartische mit leichter Neigung und Drehung zur kranken Seite. Ungleichheit des

---

[1] Borries, G. V. Th.: Reflektorischer Nystagmus. Mschr. Ohrenheilk. **57**, 547 (1923).

[2] Nylén u. Karlefors: Über Pseudofisteln. Acta oto-laryng. (Stockh.) **3**, 156 (1921).

[3] de Kleijn, A.: Ein paar Fälle mit merkwürdigen vestibularen Reaktionen. Niederl. Ges. f. Hals-Nasen-Ohrenheilk., November 1924. Ref. Zbl. Hals- usw. Heilk. **9**, 429 (1926).

[4] Vail, H.: Investigation of the nystagmus arc in a case of congenital nystagmus. The Laryngoscope **32**, 952 (1922).

[5] Ruttin, E.: Nystagmus in Seitenlagerung und bei Kopfwendung. Arch. Ohrenheilk. **114**, 90 (1925).

Kopfstellreflexes, und zwar geringere Aufrichtung und Gegendrehung des Kopfes bei Seitenneigung zur kranken Seite.

Die *Raddrehung* der Augen fanden wir in unseren Fällen nicht oder nicht eindeutig verändert.

Worauf das Fehlen von charakteristischen Raddrehungsstörungen in unseren Fällen beruht, dafür vermögen wir noch keine Erklärung zu geben. Es könnte der geringe Grad der Störung und die mangelnde Empfindlichkeit der Methodik der Grund sein. Andererseits aber sei auch an dieser Stelle darauf hingewiesen, daß die Resultate der Abweichungen der Raddrehungen bisher noch gar keine Einheitlichkeit erkennen lassen.

Abgesehen davon, daß die verschiedenen Autoren schon für die Normalfälle große Unterschiede angeben (A. Nagel $^1/_6$ der Kopfneigung, Mulder und W. Nagel wechselnd von $^1/_5$ bis $^1/_{11,8}$, Delage verschieden je nach der Ausgangsstellung, Bárány bei 60° Seitenneigung 4—16°, Abramowitsch bei 45° Neigung 0—35°, Thornval bei 60° Neigung 6—7°, Struyken 10—20% bei 10° Neigung, also 1—2°, Kompanejetz bei 30° Neigung 2—8° Raddrehung, Benjamins und Nienhuis bei Gesamtdrehung um die sagittale Achse 14—23°) und einzelne Autoren auch bei derselben Person bei Rechts- und Linksneigung Unterschiede beschreiben (Thornval, de Kleijn und Versteegh), sind auch bei Labyrinthkranken und Taubstummen die Befunde nicht einheitlich: Bei Taubstummen mit unerregbaren Labyrinthen fehlen zum Teil Raddrehungen (z. B. v. d. Hoeve, Kompanejetz, Benjamins und Nienhuis u. a.), zum Teil aber auch nicht (Lund, Kompanejetz, Struyken). Die einen Autoren negieren den Einfluß von Halsreflexen (Kompanejetz, Struyken), andere fanden ihn deutlich (de Kleijn und Versteegh). Kompanejetz nimmt auch einen mechanischen Faktor beim Zustandekommen der Raddrehung an. Bei einseitigen und partiellen Labyrinthstörungen sind die Angaben ohne jede Einheitlichkeit. Teilweise waren deutliche Störungen vorhanden. Während aber die einen Autoren verringerte Raddrehung bei Neigung zur kranken Seite sahen (z. B. Bárány, Olrik, Kompanejetz[1]), beschreiben andere (z. B. Lund[2], Schmidt) erhöhte Raddrehung, so daß Lund z. B. die Ansicht ausgesprochen hat, die Raddrehung werde von der Gegenseite ausgelöst (vgl. Grahe[3]).

Benjamins und Nienhuis fanden bei einer Patientin mit einseitigem Labyrinthausfall die Gegenrollung auf dem Auge an der Seite des intakten Labyrinths stets nach auswärts, auf dem der kranken Seite benachbarten Auge stets einwärts und schließen daraus, daß der Teil des Labyrinths, der die Gegenrollung veranlaßt, nur mit den Auswärtsrollern derselben Seite (Mm. rectus und obliquus inf.) und nur mit den Einwärtsrollern der kontralateralen Seite (Mm. rectus und obliquus sup.) in Verbindung steht.

Unsere eigenen Untersuchungen, mit der von Benjamins angegebenen unwesentlich modifizierten Methodik ausgeführt, haben unter Ausschluß von Halsreflexen bei Seitenneigung um 25° bei Normalen eine Raddrehung von 3—4° ergeben, jedoch ebenfalls mit mehr oder weniger starken Abweichungen, die bisher keine Gesetzmäßigkeit erkennen ließen. Bei einseitigen Labyrinth-, besonders Otolithenstörungen fanden wir herabgesetzte oder fehlende Raddrehung, teilweise auch erhöhte Raddrehung bei Neigung zur kranken Seite (Grahe[3]).

Alle diese Fragen bedürfen weiterer Klärung, um so mehr, als einerseits bei den Untersuchungen am Menschen zentrale Veränderungen meistens mit vorliegen und andererseits die schon erwähnten Tierexperimente Versteeghs und Benjamins bei einseitiger Entfernung des Sacculus nur geringe Störungen erkennen ließen, also mit den bisherigen Theorien nicht durchaus vereinbar sind.

In der Klinik sind, angeregt durch die Untersuchungen der Utrechter Schule, über die Beziehungen der Otolithen zu Lagereaktionen Beobachtungen veröffentlicht worden, in denen *Schwindel und Nystagmus*, vereinzelt auch Tonusherabsetzungen der Arme in einer bestimmten Lage des Kopfes als Otolithenerkrankungen aufgefaßt wurden.

---

[1] Kompanejetz, S.: Über den Erregungsmechanismus des Otolithenapparates. Z. Hals- usw. Heilk. **19**, 231 (1927).

[2] Lund, R.: Deux cas d'affection des canaux semi-circulaires et de l'appareil otolithique. Acta oto-laryng. (Stockh.) **4**, 219 (1922).

[3] Grahe, K.: Otolithenprüfung beim Menschen. Z. Hals- usw. Heilk. **18** (1927) (Kongreßbericht). Daselbst auch im einzelnen die angeführten Literaturangaben.

Die erste Beobachtung stammt von Bárány[1], weitere Fälle wurden von Voss[2], Klestadt[3], Spinka[4], Schoenlank[5] u. a. (vgl. de Kleijn und Versteegh[6]) beschrieben, später häuften sich die Beobachtungen immer mehr (z. B. Mygind[7], Tweedie[8], Nylén[9]). Besonders erwähnt sei eine Beobachtung von Thielemann[10], bei der er in Anlehnung an die bisher geltenden Theorien einen Zusammenhang von Schwindel und Nystagmus mit den Sacculusotolithen annimmt.

Es hat sich aber gezeigt, daß reine Lagereaktionen nur selten vorhanden waren; meistens handelte es sich um Kombinationen mit Halsreflexen im weitesten Sinne, d. h. um Reaktionen, die auch durch Stellungsänderungen des Kopfes zum Körper ausgelöst wurden (de Kleijn und Versteegh[6]). Aber auch bei reinen Lagereaktionen ist an die Möglichkeit von Schwerewirkung auf Hirn, Gefäßfüllung usw. mit zu denken (Borries[11]).

Zur Unterscheidung sind verschiedene Untersuchungsschemata angegeben worden, deren Prinzip darin besteht, einerseits die gleiche Lage im Raume von verschiedenen Stellungen aus zu erreichen (z. B. linke Seitenlage des Kopfes durch Kopfdrehung und Rückenlage des Körpers nach links, in Bauchlage nach rechts), andererseits bei den Lagewechseln Änderungen der Kopfstellung gegen den Körper zu vermeiden (Voss[2], Borries[11], de Kleijn und Versteegh[6]).

In diesen Fällen treten im allgemeinen Schwindel und Nystagmus nur in einer bestimmten Raumlage des Kopfes ein und halten an, solange diese Raumlage innegehalten wird. Wenn wegen dieses Anhaltens des Nystagmus während der bestimmten Lage des Kopfes gerade auf eine Otolithenreaktion geschlossen worden ist, so müssen wir doch Borries zustimmen, daß auch vorübergehender Lagenystagmus von den Otolithen hervorgerufen sein kann, da gerade auf dem Nystagmusgebiet kompensatorische Hemmungen und ähnliches eine große Rolle spielen.

Nicht immer handelt es sich um eine punktförmige Schwindellage, in einem Falle Germáns[12] stellt diese ein Kugelschalensegment dar. Hellmann[13] beschreibt Steigerung der

---

[1] Bárány, R.: Diagnose von Krankheitserscheinungen im Bereiche des Otolithenapparates. Acta oto-laryng. (Stockh.) **2**, 434 (1921).

[2] Voss, O.: Erkrankungen des Otolithenapparates und die Methoden zu deren Feststellung. Dtsch. otol. Ges. **1921**, 201.

[3] Klestadt, W.: Diskussion zu Voss.

[4] Spinka: Über eine Erkrankung des Otolithenapparates im Verlaufe von Grippe. Arch. Ohrenheilk. **110**, 49 (1922).

[5] Schoenlank: Isolierte Erkrankung des Otolithenapparates. Z. Hals- usw. Heilk. **3**, 186 (1922) (Kongreßbericht).

[6] de Kleijn u. Versteegh: Schwindelanfälle und Nystagmus bei einer bestimmten Lage des Kopfes. Acta oto-laryng. (Stockh.) **6**, 99 (1924).

[7] Mygind, S. H.: Einige Bemerkungen zum vestibulären Nystagmus. Dän. oto-laryng. Ges., 5. XII. 1923. Ref. Zbl. Hals- usw. Heilk. **6**, 45 (1925).

[8] Tweedie, A.: Vertigo in relation to the „otolith" and „neck" reflexes. Roy. Soc. of Med., Section of laryng. a. otol., Juni 1924. Ref. Zbl. Hals- usw. Heilk. **7**, 254 (1925) — The otolith reactions. Ebenda 7. XI. 1925. Ref. Zbl. Hals- usw. Heilk. **8**, 700 (1926).

[9] Nylén, C. O.: Some cases of ocular nystagmus due to certain positions of the head. Acta oto-laryng. (Stockh.) **6**, 106 (1924) — Einige weitere Otolithenfälle. Ebenda **9**, 325 (1926).

[10] Thielemann, B.: Zur Frage der Krankheitserscheinungen im Bereiche des Otolithenapparates. Z. Hals- usw. Heilk. **13**, 557 (1926).

[11] Borries, G. V. Th.: Klinische Untersuchungen über die durch Kopfbewegungen und Kopfstellungen ausgelösten Nystagmusfälle. Mschr. Ohrenheilk. **57**, 644 (1923).

[12] Germán: Experimentelle klinische Beiträge zur Symptomatologie und Entstehung der Otolithenerkrankungen. Z. Hals- usw. Heilk. **11**, 433 (1925).

[13] Hellmann, K.: Zur Erkrankung des sog. cephalostatischen Systems. Z. Hals- usw. Heilk. **11**, 107 (1925).

Erscheinungen mit Zunahme der Kopfwendung, umgekehrt fand ein Kranker PŘECECHTĚLS[1] nur in einer bestimmten Lage des Kopfes Ruhe, das gleiche Symptom sah GERMÁN[2] in einem Falle, in dem er eine Kleinhirnblutung annimmt.

Für die Richtung des Nystagmus und der Scheindrehung lassen sich einheitliche Regeln nicht aufstellen.

Als Ursache dieser sog. Otolithenstörungen sind die verschiedensten Krankheiten mitgeteilt. Auffällig ist aber, daß gar nicht immer periphere Ohrenleiden vorlagen, sondern häufig nur zentrale Erkrankungen. Auch bei den mit peripheren Ohrerkrankungen einhergehenden Fällen sind so gut wie immer zentrale Störungen vorhanden gewesen (STEIN und BRUNNER[3], GÜNTHER[4]). Auch vasomotorische Störungen scheinen eine Rolle dabei zu spielen (GRAHE[5]).

Da wir bei unseren sicher rein peripheren Otolithenstörungen beim Menschen niemals Lagenystagmus beobachtet haben und auch bei Tieren Nystagmus als Lagereaktion nicht bekannt ist — abgesehen von einer Beobachtung von BENJAMINS, der beim Flußbarsch Nystagmus bekam, wenn er die Otolithen mit einer Sonde berührte —, so scheint uns der Lagenystagmus nicht als eigentliche Otolithenreaktion anzusprechen zu sein, sondern als eine Mitreaktion, die durch Überspringen des Lagereizes auf die Nystagmusbahnen zustande kommt, analog dem Auftreten von Erbrechen bei stärkeren Bogengangsreizen. So ist auch nur zu erklären, daß Lagenystagmus so selten beobachtet wird, während die Otolithen im ganzen ebenso häufig in ihrer Funktion betroffen sein müssen — und nach unseren Untersuchungen auch sind — wie der Bogengangsapparat.

BRUNNER[6] hat bestimmte *Zwangsstellungen des Kopfes* und der Augen als Otolithenerkrankung angesprochen. Des ferneren sind verschiedentlich *Tonusstörungen der Arme* gefunden, allerdings mit nicht sehr einwandfreier Methodik (Dynamometer) (VOSS u. a.). Vorbeizeigen ist mehrfach zusammen mit dem Nystagmus beschrieben worden (z. B. SZÁSZ[7]), war aber nicht immer vorhanden. Das von einigen Autoren (TENAGLIA[8], MARBAIX[9]) beschriebene Vorbeizeigen bei Kopfneigung, welches von diesen als Otolithensymptom im Sinne von QUIX angenommen wurde, möchten wir aber aus den Bd. 11, S. 966 angeführten Gründen ausnehmen.

Die weitere *experimentelle Untersuchung* ergibt je nach der Ausdehnung der Erkrankung auf das ganze Labyrinth teilweise normale kalorische und rotatorische Befunde (SCHMIDT[10], MYGIND[11] u. a.), teilweise ist die kalorische

---

[1] PŘECECHTĚL, A.: Physiologie und Pathologie des Otolithenapparates. Čas. lék. česk. Ref. Zbl. Hals- usw. Heilk. **5**, 97 (1924).

[2] GERMÁN, T.: Kleinhirnblutung, die Symptome einer Otolithenerkrankung vortäuschend. Ges. d. Ärzte zu Budapest, otol. Sektion, Mai 1924. Ref. Zbl. Hals- usw. Heilk. **5**, 473 (1924).

[3] STEIN u. BRUNNER: Über die von der Lage des Kopfes abhängenden Schwindelanfälle usw. Z. Hals- usw. Heilk. **4**, 334 (1923).

[4] GÜNTHER: Z. Hals- usw. Heilk. **17**, 362 (1927).

[5] GRAHE: Z. Laryng. usw. **1**, 121 (1930).

[6] BRUNNER, H.: Allgemeine Symptomatologie der Erkrankung des Nervus vestibularis usw. Handb. d. Neurol. d. Ohres von ALEXANDER MARBURG **1**, 939. Berlin-Wien 1924.

[7] SZÁSZ, T.: Erkrankung des Otolithenapparates. Ges. d. Ärzte zu Budapest, otol. Sektion, 16. III. 1922. Ref. Zbl. Hals- usw. Heilk. **3**, 111 (1923).

[8] TENAGLIA, G.: Disturbi della funtione degli otoliti nelle otopatie. Arch. ital. Otol. **36**, 257 (1925). Ref. Zbl. Hals- usw. Heilk. **8**, 309 (1926).

[9] MARBAIX: Importence clinique des symptômes otolithiques. Arch. internat. Laryng. etc. **4**, 404 (1925).

[10] SCHMIDT, V.: Otolithenerkrankung. Dän. oto-laryng. Ges., 2. V. 1923. Ref. Zbl. Hals- usw. Heilk. **4**, 259 (1924).

[11] MYGIND: Zitiert auf S. 408.

Reaktion auf der kranken Seite herabgesetzt (z. B. Závisča[1], Bouchet et Leroux[2]).

Der Vollständigkeit halber sei erwähnt, daß de Kleijn und Versteegh[3] einen umschriebenen Ausfall der Pars superior des Labyrinths und ebenso einen solchen der Pars inferior beschrieben haben. Die Pars superior wird vom Utriculus mit den Bogengängen gebildet, die Pars inferior vom Sacculus mit der Schnecke. Beide Teile sind nach de Burlet[4] durch eine Grenzmembran getrennt. Die genannten Autoren fanden Kranke, bei denen normale Hörfunktion, normale Raddrehung der Augen vorhanden war, hingegen die Bogengänge unerregbar waren. Hier nehmen sie einen Ausfall der Pars superior des Labyrinths an.

Bei anderen Fällen bestand Taubheit und Störung der Raddrehung der Augen, hingegen normale Bogengangserregbarkeit. Hier nehmen die Autoren eine Störung der Pars inferior an.

Wir selbst sahen einen Kranken mit Schußverletzung durch die Spitze des Warzenfortsatzes, der bei zweimaliger Untersuchung folgende Symptome bot: Bei normalen Trommelfellen einseitige Hörstörung für die Sprache, bei Stimmgabelprüfung Ausfall im Bereich der oberen Töne. Vestibular keine Spontansymptome (Nystagmus, Vorbeizeigen, Fall). Auf dem Vestibulartische Störung der Vertikalempfindung im Sinne einer Neigung zur kranken Seite, schlechtere Aufrichtung des Kopfes bei Neigung zur kranken Seite (Kopfstellreflex), spontan leichte Neigung des Kopfes zur kranken Seite. Bogengangserregbarkeit durch Drehung normal beiderseits, auch kalorisch beiderseits gleichmäßige, wenn auch im ganzen herabgesetzte Erregbarkeit für Nystagmus, Vorbeizeigen und Fall. Wir glaubten in Analogie zu den Fällen von de Kleijn und Versteegh hier eine Blutung in der Pars inferior labyrinthi (Sacculus und Basalwindung der Schnecke [hohe Töne!]) annehmen zu sollen.

Die schon erwähnten tierexperimentellen Untersuchungen von Versteegh und Benjamins lassen aber die Annahme von Sacculusstörungen als Ursache von Haltungs- und Lagereaktionen fraglich erscheinen, so daß auch die eben erwähnten Krankheitsbilder vorläufig der Unterlage entbehren.

Unsere Zusammenstellung zeigt, daß wir von einer gesicherten Kenntnis der Funktion der Vorhof-Bogengangs-Apparate beim Menschen unter pathologischen Verhältnissen noch weit entfernt sind. Denn abgesehen davon, daß pathologisch anatomische Kontrollen noch völlig fehlen, beginnen wir unsere klinischen Untersuchungen erst in neuerer Zeit mehr nach physiologischen, d. h. funktionellen Gesichtspunkten anzustellen, nicht nur hinsichtlich der Stärke der experimentellen Reize (Schwachreize), sondern auch in bezug auf die Differenzierung von Bogengangs- und Vorhofsreaktionen.

So bewegen sich unsere Ausführungen zum großen Teile noch auf hypothetischem Boden und vermögen mehr die Lücken unseres Wissens auf diesem Gebiete darzustellen, als uns ein Bild von dem pathologisch-physiologischen Geschehen der Vorhof-Bogengangs-Apparate zu geben.

---

[1] Závisča: Ätiologie der Affektion des Otolithenapparates. Tschechoslow. oto-laryng. Ges., 31. V. u. 1. VI. 1924. Ref. Zbl. Hals- usw. Heilk. **8**, 73 (1925).

[2] Bouchet u. Leroux: Sur le vertige de position. Ann. Mal. Oreille **44**, 1249 (1925).

[3] de Kleijn u. Versteegh: Labyrinthine compensatory eye positions in patients. Roy. Soc. of Med. London **17** (1924).

[4] de Burlet: Einiges über den perilymphatischen Raum usw. Nederl. Tijdschr. Geneesk. **68**, 1228 (1924). Ref. Zbl. Hals- usw. Heilk. **5**, 414 (1924).

Das Verhalten der Haltungs- und Bewegungsreaktionen (der Vestibularapparate) bei zentralen Erkrankungen (Medulla oblongata, Kleinhirn usw.).

Von

Karl Grahe

Frankfurt a. M.

Zusammenfassende Darstellungen.

Grahe: Die Bedeutung der Ohruntersuchung für die Hirndiagnostik. Zbl. Hals- usw. Heilk. **5**, 289 (1924) — Die moderne Vestibularuntersuchung und ihre klinische Bedeutung. Ebenda **10**, 473 (1927). — Alexander-Marburg: Handb. d. Neurologie des Ohres **1/3**. Berlin-Wien: Urban & Schwarzenberg 1924—1929. — Denker-Kahler: Handb. d. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. **6/8**. Berlin-München: Springer-Bergmann 1926/27.

In der Darstellung der Haltungs- und Bewegungsreaktionen bei peripheren Labyrinthstörungen mußten wir uns vorwiegend auf Beobachtungen stützen, die klinischen Bedürfnissen entsprungen waren. Dies gilt in noch höherem Maße für die Analyse der Gleichgewichtsfunktion bei Erkrankungen der einzelnen Hirnabschnitte.

Schon anatomisch bewegen wir uns hier bezüglich der Bahnen der Gleichgewichtsapparate auf sehr unsicherem Boden.

Die zentralen Bahnen des Vestibularis[1, 2].

Die Vestibularisfasern treten aus dem inneren Gehörgange medial vom Corpus restiforme in die Medulla oblongata ein. Nur ein kleines Faserbündel, der Fasciculus solitarius Lewandowsky, zieht lateral vom Corpus restiforme.

Der von Kaplan als Fasciculus vestibularis medialis bezeichnete Strang gehört nach Kohnstamm, Leidler u. a. gar nicht zum Vestibularsystem.

Nach Teilung in einen aufsteigenden und einen absteigenden Ast enden die meisten Fasern in den vestibulären Kernen der Medulla oblongata, ein Teil zieht durch denselben hindurch und endet in den Kleinhirnkernen, einige ziehen noch weiter bis zur Kleinhirnrinde.

Die vestibulären Kerne in der Medulla oblongata setzen sich aus einer medialen und einer lateralen Kernsäule zusammen (Spitzer[3]).

---

[1] Edinger, L.: Nervöse Zentralorgane **1**. Leipzig: Vogel 1911.

[2] Vgl. O. Marburg: Die Tumoren im Bereiche des Cochlear-, Vestibularsystems und Kleinhirns. Handb. d. Neurol. d. Ohres von Alexander-Marburg **3**, 1. Berlin-Wien: Urban & Schwarzenberg 1926.

[3] Spitzer, A.: Arb. neur. Inst. Wien **25**, 423 (1924).

Die laterale Säule besteht aus dem Nucleus angularis Bechterew, der den Hauptkern bildet; dem Nucleus Deiters magnocellularis; dem Nucleus vestibularis descendens (Roller). Die mediale Kernsäule stellt der Nucleus triangularis dar, der caudal durch Einschieben des Vaguskernes sich in den lateralen Nucleus vestibularis descendens und den medialen Nucleus intercalatus Staderini teilt. Es ist noch nicht sicher, ob im Nucleus Deiters nur Kollaterale aufsplittern oder auch Endfasern eintreten.

Die zweite Etage der primären Vestibularisendigungen bilden die Kleinhirnkerne (Edinger[1] u. a.): der Nucleus tecti, globosus, emboliformis.

Die letzten Fasern strahlen in die Kleinhirnrinde ein, und zwar in die Lingula, Uvula und Nodulus des Wurmes sowie in den Flocculus der Hemisphären.

Alle genannten Kerne stehen durch rückläufige Fasern miteinander in Verbindung und schicken sekundäre Fasern aus, die sich den primären beigesellen.

Vom Nucleus angularis Bechterew und dem Triangularis gehen feine Fasern medialwärts in die Fibrae arcuatae, kreuzen dort und gehen Verbindungen mit dem Vaguskerngebiete ein. Wahrscheinlich vereinen sich die Fasern nahe der lateralen Schleife wieder im Gebiete der ventralen Haubenbahn (Fasciculi Foreli) (Lewandowsky) und treten mit dem Thalamus und dem Temporallappen (v. Monakow, Sachs) in Verbindung.

Das Deiters-Kernsystem entsendet Fasern zum Grau des Vorderhornes im Rückenmarke und außer den schon angeführten Bahnen in die homo- und kontralaterale Kleinhirnrinde solche zu dem hinteren Längsbündel der gleichen und entgegengesetzten Seite. Diese steht mit den Augenmuskelkernen in Verbindung und bildet die anatomische Grundlage zu den vestibularen Augenbewegungen. Lorente de Nò[2] und Blohmke[3] fanden allerdings für das Kaninchen, daß auch die Substantia reticularis die Augenmuskelreaktionen vermittle.

Das Kleinhirn entsendet weiter Bahnen zum Nucleus ruber, der nach Rademaker[4] das Zentrum für die Stellreflexe darstellt, eine Annahme, der Lorente de Nò[2] widerspricht.

Als Bahn für die Rumpf- und Extremitätenbewegungen kommt der Tractus vestibulo-spinalis im wesentlichen homolateral in Betracht. Die Stellreflexe werden durch den Nucleus ruber vermittelt. Als Empfindungsbahn werden die Verbindungen zum Schläfenlappen angesprochen (Held[5]).

Die Analyse der Gleichgewichtsstörungen bei zentralen Erkrankungen ist noch dadurch erschwert, daß nicht nur wie bei der Untersuchung anderer Hirnfunktionen die Abgrenzung von „Herd"erscheinungen und allgemeinen „Fern"-wirkungen die größten Schwierigkeiten bereitet, sondern bei der räumlich benachbarten Lage der Labyrinthe auch Wirkung auf das periphere Organ mit in Betracht kommt.

Da pathologisch-anatomische Befunde nur ganz vereinzelt vorliegen, so sind wir bei der Bestimmung des Sitzes der Hirnstörungen fast ausschließlich auf die übrigen neurologischen Symptome angewiesen.

Wir werden uns deshalb im wesentlichen darauf beschränken müssen, die Veränderungen der vestibularen, spontanen und experimentellen Reaktionen bei Störungen im Bereiche der verschiedenen in Betracht kommenden Hirnabschnitte zu schildern.

---

[1] Edinger: zitiert auf S. 411.

[2] Lorento de Nò: Mschr. Ohrenheilk. **61**, 857 (1927).

[3] Blohmke, A.: Z. Hals usw. Heilk. **24**, 520 (1929 Kongreßber.).

[4] Rademaker, G. G. J.: Die Bedeutung der roten Kerne und des übrigen Mittelhirns für Muskeltonus, Körperstellung und Labyrinthreflexe. Übersetzung von le Blanc. Monographien Neur. Berlin: Julius Springer 1926. — Klin. Wschr. **2**, 404 (1923).

[5] Held, H.: Passow-Schaefers Beitr. **19**, 305 (1923).

I. Vestibularisstamm.

Vestibularisstammschädigungen sehen wir in zwei Formen auftreten, entweder als Neuritis im Gefolge von bakteriellen oder exogenen Giftwirkungen oder als mechanische Schädigung durch Kompression von Tumoren (Acusticus, Kleinhirnbrückenwinkeltumoren) oder anderen raumbeschränkenden Prozessen.

Mag die Stammneuritis vom Labyrinth her durch Eindringen von Toxinen oder Bakterien in den inneren Gehörgang oder von den Meningen her über den Liquor cerebrospinalis oder auf dem Blut- oder Lymphwege zustande kommen (vgl. z. B. SELIGMANN[1]), stets liegt keine reine isolierte Octavusstammerkrankung vor, und wir sind nicht in der Lage, Störungen von anderen Hirnteilen oder vom peripheren Labyrinthe her auszuschließen.

Aber auch bei mechanischer Schädigung durch Geschwülste haben wir keine reinen Symptome vor uns, da bei diesen Fernwirkungen eine große und im einzelnen nicht abschätzbare Rolle spielen.

So konnte NISHIKAWA[2] bei Kleinhirnbrückenwinkeltumoren im Gehirne mikroskopische Veränderungen feststellen, ähnlich wie sie bei Hirndruck von REDLICH und KATO beschrieben sind. Über Veränderungen im Kleinhirn und der Medulla hat JUMENTIÉ[3] berichtet. Zahlreich sind die Abweichungen, die im inneren Ohre hervorgerufen werden (ANTON, PANSE, ALEXANDER und FRANKL-HOCHWART, ZANGE, LANGE, BROCK u. a., vgl. BRUNNER[4]).

Im Anfangssadium könnten Geschwülste des Octavusstammes uns noch am ehesten das Bild einer isolierten Vestibularisstammschädigung vermitteln, da nach den Untersuchungen von HENSCHEN[5], die u. a. auch CUSHING[6] bestätigt, die Acusticustumoren vom distalen Drittel des Vestibularis ausgehen. Aber diese Geschwülste kommen dem Ohrenarzte immer nur in vorgeschrittenerem Stadium in die Hände, wenn die Schädigung nicht nur isoliert den Nervenstamm betrifft, da sie eben vorher nicht erkennbar ist.

Nach den Untersuchungen WITTMAACKS[7] wird bei toxisch degenerativen Prozessen des Nervenstammes zuerst der Cochlearis geschädigt, ein Verhalten, das WITTMAACK auf das phylogenetisch jüngere Alter des Cochlearis zurückführt. Auch aus zahlreichen klinischen Beobachtungen ist die leichtere Vulnerabilität des Cochlearis geschlossen worden. ALEXANDER[8] führt sie auf die einfachere und kräftigere Struktur und freiere Lage der Vestibularfaser zurück, QUIX[9] auf die Gefäßversorgung.

RAUCH[10] folgert allerdings aus Zusammenstellungen des Schrifttums und eigenen Untersuchungen, daß der Vestibularis bei peripheren Noxen, Entzündungen und Traumen, ferner bei Heredolues und Tabes eher geschädigt sei als der Cochlearis, und daß die leichtere Erkrankung des Cochlearis nur bei Schädigung des Zentralnervensystems durch toxische, toxisch-infektiöse und Konstitutionskrankheiten — hierher gehört auch die gewöhnliche Lues — auftritt.

Mit zunehmender Verfeinerung der Vestibularprüfung dürfte auch die Zahl der Octavusstammerkrankungen, bei denen nur Cochlearschädigung nachweisbar ist, abnehmen.

---

[1] SELIGMANN, A.: Erkrankungen des Gehörorgans infolge von Kriegsseuchen. Handb. d. ärztl. Erfahrungen im Weltkriege von VOSS u. KILLIAN **6**, 91 (1921).

[2] NISHIKAWA: Arb. neur. Inst. Wien **24**, 15, 183 (1923).

[3] JUMENTIÉ: Les tumeurs de l'angle ponto-cérébelleux. Paris: Steinheil 1911 — Rev. neur. **32**, 219 (1925).

[4] BRUNNER, H.: Zbl. Neur. **44**, 1 (1926).

[5] HENSCHEN, F.: Über Geschwülste der hinteren Schädelgrube. Jena: Fischer 1910.

[6] CUSHING, H.: Tumours of nerv. acust. Philadelphia: Saunders Comp. 1917.

[7] WITTMAACK, K.: Z. Ohrenheilk. **46**, 1 (1904); **50**, 127 (1905); **53**, 1 (1907).

[8] ALEXANDER, G.: Arch. Ohrenheilk. **59** (1903).

[9] QUIX: Mschr. Ohrenheilk. **47**, 1122 (1913).

[10] RAUCH: Mschr. Ohrenheilk. **56**, 292 (1922).

A. Eigentliche Vestibularisstammerkrankungen und -tumoren. Symptomatologie.

Über die spezielle Symptomatologie der Vestibularisreaktionen bei Vestibularisstammerkrankungen fehlen genauere Beobachtungen. Ob eine Erregbarkeitssteigerung im Beginne einer Schädigung eintritt, ist unbekannt. Bei den Fällen, in denen anatomisch oder operativ — wir sprechen hier nur von den sicher nachgewiesenen Nervenstammschädigungen, nicht von den Prozessen, die mit mehr oder weniger Wahrscheinlichkeit als Stammerkrankungen angesprochen, aber nicht autoptisch bestätigt wurden, so daß also im wesentlichen die echten Acusticustumoren in Betracht kommen — der Beweis einer Octavusstammschädigung erbracht wurde, war herabgesetzte Erregbarkeit vorhanden, oder dieselbe war erloschen.

Im einzelnen sind selten Angaben über *Schwindel* vorhanden (z. B. Gerloczn[1]), häufiger schon besteht *Nystagmus*, der nach beiden Seiten gerichtet sein (Mouchy[2]), einseitig auftreten (Ullrich[3], Bolten[4]), aber auch völlig fehlen kann (Ruttin[5]). *Zeigestörungen* nach der kranken Seite hin sind oft vorhanden, nach Gordon[6] sind sie sogar das empfindlichste Symptom, andere Autoren, wie z. B. Cushing[7], lehnen ihre Bedeutung ab. Unsicherheit des *Ganges* ist häufig vorhanden.

Experimentell besteht Unter- oder Unerregbarkeit auf kalorische Reize für Nystagmus und rotatorisch eine Verminderung der Dauer des Nachnystagmus, besonders in bezug auf die kranke Seite. Güttich[8] legt besonderen Wert auf Ausbleiben des Vorbeizeigens nach der Drehung als Zeichen einer retrolabyrinthären Störung, ein Symptom, das auch wir verschiedentlich beobachtet haben.

B. Kleinhirnbrückenwinkeltumoren.

Auch die Vestibularisstammschädigungen durch Kleinhirnbrückenwinkeltumoren, die in allen möglichen Arten (Neurinome, Fibrome, Sarkome usw.) auftreten und über die zahlreiche klinische Beobachtungen vorliegen (vgl. die Zusammenstellungen von Henschen[9], Cushing[7], Marburg[10]), kommen uns klinisch immer nur zu Gesicht, wenn schon ausgesprochene Schädigungen vorliegen, so daß wir oft völlige Unerregbarkeit des Octavus der kranken Seite beschrieben finden. Da bei den Kleinhirnbrückenwinkeltumoren Druckerscheinungen auf das Kleinhirn eine große Rolle spielen — ein Punkt, der differentialdiagnostisch gerade gegenüber den reinen Acusticustumoren ausgewertet wird —, so haben wir bei diesen in physiologischer Beziehung viel verwaschenere Verhältnisse. Denn die Abgrenzung der gefundenen Vestibularabweichungen von Kleinhirnsymptomen ist häufig unmöglich.

1. Schwindel.

Der meistens vorhandene Schwindel (Ziehen[11]) tritt oft in Form des Drehschwindels auf. Stewart und Holmes[12] haben angegeben, daß bei dem Schwindel

[1] Gerloczn: Orv. Hetil. (ung.) **67**, 177 (1923). Ref. Zbl. Hals- usw. Heilk. **3**, 544 (1923).
[2] Mouchy: Nederl. Tijdschr. Geneesk. **68**, 834 (1924).
[3] Ulrich: 10. Jahresvers. Schweiz. Hals-Nasen-Ohrenärzte, Juni 1922. Ref. Zbl. Hals- usw. Heilk. **1**, 520 (1922).
[4] Bolten: Nederl. Tijdschr. Geneesk. **70**, 1855 (1926).
[5] Ruttin: Österr. otol. Ges. Jan. 1926. Ref. Zbl. f. Hals- usw. Heilk. **9**, 343 (1927).
[6] Gordon: Arch. int. Med. **30**, 606 (1922). [7] Cushing: Zitiert auf S. 413.
[8] Güttich: Passow-Schaefers Beitr. **16**, 230 (1921). [9] Henschen: Zitiert auf S. 413.
[10] Marburg: Zitiert auf S. 411. [11] Ziehen: Med. Klin. **1905**, Nr 34 u. 35.
[12] Steward u. Holms: Brain **27**, 522 (1904).

die Scheinbewegung der Umwelt nach der gesunden, die Eigendrehung des Körpers nach der kranken Seite erfolge. Doch ist dieser Befund von vielen Autoren nicht bestätigt worden (ALLEN STARR[1], OPPENHEIM[2], JUMENTIÉ[3], MARBURG[4]). Vielmehr stimmen wir MARBURG zu, daß die Scheindrehung der Umgebung stets entgegengesetzt der Eigendrehung ist, indem diese gewöhnlich der langsamen, jene der schnellen Komponente des Nystagmus entspricht.

2. Nystagmus.

Der Nystagmus wird aber bei Kleinhirnbrückenwinkeltumoren nicht einheitlich beobachtet. Meist — so auch bei unseren Fällen — schlägt er nach beiden Seiten, zur kranken Seite stärker und gröber. Es ist aber fraglich, ob dieses Symptom nicht als Kleinhirnsymptom aufzufassen ist. So sieht ihn z. B. CUSHING[5] an, da er regelmäßig stärker wurde nach den Operationen, wenn bei der Operation das Kleinhirn mehr in Mitleidenschaft gezogen war. Jedoch ist zu beachten, daß auch bei den Acusticusstammerkrankungen ohne Kleinhirnbeteiligung häufig Nystagmus beschrieben ist.

Die Angaben über die Ergebnisse der experimentellen Vestibularprüfung sind in dem Schrifttume meist sehr summarisch. Gewöhnlich ist Unerregbarkeit berichtet. Die reagierenden Fälle hat MANN[6] ausführlich zusammengestellt und kommt in gleicher Weise wie SCHARNKE[7] zu dem Schlusse, daß am häufigsten die kalorische Reaktion ausfällt, weniger häufig die Drehreaktion. Unter fünf eigenen Fällen haben wir 2mal diesen Befund erhoben. Bei einem Kranken entwickelte sich dieser Befund unter unseren Augen.

Dieser Patient erkrankte 3 Jahre vor der Untersuchung mit der Tendenz, nach rechts abzuweichen. Einige Monate vor der Untersuchung trat Hörstörung links auf und Gefühlsstörung im linken Gesicht. Er schmeckte links nicht mehr und hatte Kopfschmerzen.

Die Untersuchung ergab neben Trigeminushypästhesie links bei normalen Trommelfellen eine Taubheit links, vestibular fand sich rotatorischer Nystagmus mit schneller Komponente rechtsherum in Endstellung rechts, links und bei Blick nach unten; bei Blick nach oben schlug derselbe in einen rotatorischen linksherum um. Vorbeizeigen und Gangabweichung erfolgten nach links. Die kalorische Untersuchung ergab bei Spülung mit 5 ccm von 4°, 27° und 47° eine deutliche Herabsetzung der Erregbarkeit für Nystagmus; das Vorbeizeigen war bei Heißspülung nach links stärker, bei den Kaltspülungen gleichmäßig stark. Rotatorisch war der Nachnystagmus, auf das linke Labyrinth bezogen, schwächer, Vorbeizeigen und Fallreaktion nach links deutlicher. Galvanisch trat Nystagmus und Fallreaktion bei Anoden- und Kathodenschließung und -öffnung, links bei 10 Milliampere, rechts bei 4 Milliampere auf.

2 Monate später war eine Besserung im Befinden des Kranken eingetreten. Er hörte wieder gut und hatte keine Gefühlsstörungen mehr. Kopfschmerzen traten nur bei geistiger Anstrengung auf, im Dunkeln noch Gangabweichung. Die Untersuchung ergab fast normalen Trigeminus. Die Hörfähigkeit war normal bis auf geringe Verkürzung der Kopfknochenleitung für die *A*-Gabel und quantitative Herabsetzung der Hörfähigkeit für die tiefen Töne und die c^5-Gabel. Der Nystagmus war wechselnd. An einem Tage schlug er rechtsherum in Endstellung rechts und links, am folgenden Tage linksherum. Vorbeizeigen war nur noch angedeutet vorhanden, es erfolgte wechselnd mit dem rechten Arme nach innen in Außenstellung. Gangabweichung nach links war ebenfalls nur angedeutet vorhanden. Am interessantesten war, daß jetzt kalorisch durch 5 ccm Wasser von 4 und 27° kein Nystagmus auszulösen war, Heißwasser von 47° löste ihn hingegen angedeutet beiderseits aus. Rotatorisch dagegen war Nachnystagmus von normaler Dauer (am 1. Tage 24 bzw. 20, am 2. Tage 20 bzw. 28 Sekunden) vorhanden. Vorbeizeigen war bei 4° und 26° mehr nach rechts, bei 47° gleich, rotatotisch mehr nach links vorhanden. Die Fallneigung war bei Spülung mit eis-

---

[1] ALLEN STARR: Amer. J. med. Sci. **39**, 531 (1910).
[2] OPPENHEIM, G.: Lehrbuch der Nervenkrankheiten, 6. Aufl. Berlin 1913.
[3] JUMENTIÉ: Zitiert auf S. 413. [4] MARBURG: Zitiert auf S. 411.
[5] CUSHING: Zitiert auf S. 413.
[6] MANN, M.: Tumoren des Acusticus. Handb. d. Hals-Nasen-Ohrenheilk. v. DENKER-KAHLER **7**, 690 (1926).
[7] SCHARNKE: Arch. f. Psychiatr. **65**, 249 (1922).

gekühltem Wasser stärker nach rechts, rotatorisch stärker nach links. Galvanisch war auf der linken Seite eine leichtere Erregbarkeit vorhanden für Nystagmus und Fall als rechts.

Hier sahen wir also bei Besserung des übrigen Befundes bei einem Kleinhirnbrückenwinkelprozeß kalorisch den Nystagmus bei Kaltspülung schwinden, während der rotatorische Nystagmus normal vorhanden war.

Dieser Fall weist darauf hin, daß diese Veränderungen der Erregbarkeit auf zentrale Veränderungen zurückzuführen sind; denn in unserem Falle mit zunehmender Besserung Veränderungen der Viscosität der Endolymphe und dadurch bedingtes verschiedenes Ansprechen auf kalorische und rotatorische Erregung (O. Beck[1] und Alexander) anzunehmen, erscheint um so weniger richtig, als ja die übrigen Reaktionen stets einwandfrei auszulösen waren.

Von amerikanischer Seite ist angegeben worden, daß bei Kleinhirnbrückenwinkeltumoren zuerst die Reaktion der vertikalen Bogengänge ausfalle, erst später diejenige der horizontalen (Eagleton[2], Kopetzky[3]). Doch ist von Barré dieser Befund als nichtcharakteristisch abgelehnt worden.

Als charakteristisch für Nervenstammerkrankung spricht Rhese[4] das Fehlen der galvanischen Reaktion an. Da die galvanische Probe nicht nur am peripheren Labyrinthe, sondern auch am Nervenstamm angreift, wie Uffenorde[5] und Marx[6] am Tier feststellten, so zeige Fehlen der kalorischen und rotatorischen Reaktion bei positiver galvanischer, daß das periphere Labyrinth unerregbar, der Nerv hingegen funktionsfähig sei. Fortfall auch der galvanischen Reaktion beweise eine Nervenstammstörung.

Auch nach den Untersuchungen Dohlmanns[7] greift der galvanische Strom am Nervenstamm, nämlich dem dort gelegenen Ganglion vestibulare, an. Doch ist klinisch die Bewertung nicht einwandfrei, weil bei der galvanischen Prüfung Stromschleifen auf das ganze Hirn und, wie wir[8] an einem charakteristischen Falle beweisen konnten, bei unipolarer Reizung auch auf das andere Labyrinth einwirken.

3. Vorbeizeigen und Fall.

Vom Vorbeizeigen gilt das gleiche, was wir bei den reinen Stammerkrankungen gesagt haben: meist ist es nach der Seite der Erkrankung vorhanden. Manche abweichende Angaben, besonders solche über fehlendes Vorbeizeigen, dürften auf die Methodik zurückzuführen sein, die, in der von Bárány angegebenen Weise ausgeführt, feinere Störungen nicht erkennen läßt. Wir selbst haben stets Vorbeizeigen beobachtet zur kranken Seite, nur einmal mit dem Arme der kranken Seite nach innen. Diese Tendenz, zur kranken Seite vorbei zu zeigen, kommt auch bei experimenteller Erregung zum Ausdruck in der Art, daß es nach der kranken Seite hin stets stärker ausfällt als zur gesunden Seite.

Fallneigung ist fast stets, besonders bei empfindlicher Prüfung, vorhanden jedoch häufig bei unseren Fällen unbestimmt. Bei experimenteller Prüfung tritt Fallneigung zur kranken Seite mehr in Erscheinung.

4. Lagestörung.

Cushing beschreibt als besonders charakteristisch *Kopfneigung* zur kranken Seite. Auch wir fanden bei der Prüfung auf dem Lagetische Kopfneigung und -drehung zur kranken Seite, ferner Herabsetzung des *Kopfstellreflexes* bei Körperneigung zur kranken Seite und Verlagerung der *Vertikalempfindung* zur kranken Seite bei Bewegungen in der Frontalebene.

---

[1] Beck, O.: Dtsch. otol. Ges. **1911**, 223 — Z. Hals- usw. Heilk. **33**, 183 (1923).
[2] Eagleton: The Laryngoscope **33**, 483 (1923).
[3] Kopetzky u. Almour: The Laryngoscope **34**, 243 (1924).
[4] Rhese, zitiert nach Mann.
[5] Uffenorde: Passow-Schaefers Beitr. 1912, 331.
[6] Marx: Z. Ohrenheilk. **63**, 201 (1911).
[7] Dohlmann, G.: Experimentelle Untersuchungen über die galvanische Vestibularisreaktion. Acta oto-laryng. (Stockh.) Suppl.-Bd. **8**. Uppsala 1929.
[8] Grahe, K.: Z. Hals- usw. Heilk. **3**, 553 (1922).

Aus allen Beobachtungen geht hervor, daß bei Schädigungen des Nervenstammes Nystagmus auftritt, über dessen Richtung bestimmte Angaben nicht gemacht werden können, Vorbeizeigen und Fall tritt zur geschädigten Seite hin auf. Alle Symptome entsprechen denen peripherer Labyrinthausschaltung. Bei der experimentellen Erregung scheint die kalorische Reaktion für Nystagmus am ehesten zu erlöschen, wobei die statischen Reaktionen unverändert sein können, und erst später erlischt auch der Drehnystagmus.

II. Medulla oblongata und Pons.

Bei Erkrankungen von Medulla oblongata und Pons ist der Gleichgewichtsapparat sehr häufig mitbetroffen. Liegen doch hier die primären Kerne und wichtigsten Leitungsbahnen. Allerdings sind exakte Kenntnisse nur sehr wenig vorhanden.

Am meisten wissen wir dank den Untersuchungen MARBURGS[1] von den Erkrankungen des **Deiterskernes.**

1. Nystagmus.

Hier tritt je nach der Höhenlage der Schädigung verschiedener *Nystagmus* auf:

Bei caudalen Herden schlägt der Nystagmus rotatorisch zur kranken Seite, bei mittleren horizontal zur gesunden Seite, bei oralen besteht vertikaler Nystagmus. Störungen der vestibulären Reflexfasern nimmt KÖLLNER[2] an in Fällen von Abducens, Hypoglossus und Oculomotoriuslähmung.

Er sah in 5 Fällen von Abducenslähmung Spontannystagmus mit horizontaler Komponente nach der Gegenseite, rotatorischer nach derselben Seite. Er nimmt an, daß die vestibularen Reflexfasern für die horizontale Bewegung von derselben Seite aus, die gekreuzten Fasern für die rotatorische Bewegung von der Gegenseite aus an demselben Oculomotoriuskerne in nächster Nähe vorbeiziehen und bei Kernerkrankungen in Mitleidenschaft gezogen werden. Aus demselben Grunde tritt bei Hypoglossuslähmung homolateraler, rotatorischer Nystagmus, bei Oculomotoriuslähmung vertikaler Nystagmus auf.

Sitzt ein Herd ganz oral in der **Haube des Pons,** dann tritt herdgegenseitige Blicklähmung auf; bei Prozessen in der Nähe des VI-Kernes gleichseitige (MARBURG), die auf einer reinen Erkrankung der zentralen Vestibularkerne beruhen kann (Fall von SENATOR, MOELI und MARINESCU, WALLENBERG, BREUER, MARBURG. Hier kommen aber wahrscheinlich auch cerebrale Störungen mit in Frage. (MARBURG).

Die *Déviation conjugée* tritt nach BRUNNER[3] lediglich bei akuten Erkrankungen der **Vestibularkerne,** und zwar meist vasculärer Natur und auch nur vorübergehend auf, während die dauernde Ablenkung der Augen nur bei Fällen mit so ausgedehnten Herden angetroffen wurde, daß hier eine Mitbeteiligung der Pyramide und willkürlichen Blickbahn nicht ausgeschlossen werden kann.

So beobachteten auch wir bei einer Patientin, die im Anschluß an Grippe einen Ponstumor in Höhe des Abducenskernes und Facialisschleife bekam, anfänglich eine Blicklähmung nach links und Déviation conjugée nach rechts, während später die Augen in die Mittellinie gingen.

Auch *Hartwig-Magendiesche Schielstellung* ist bei Erkrankung der Ponshaube (ventrocaudaler Deiterskern) von POETZL und SITTIG[4] beobachtet worden, während ECONOMO[5] sie nicht fand.

---

[1] MARBURG, O.: Tumoren im Bereiche des Cochlear-Vestibular-Systems und Kleinhirns. Handb. d. Neurol. d. Ohres von ALEXANDER-MARBURG 3, 1. Berlin-Wien: Urban & Schwarzenberg 1926.

[2] KÖLLNER: Arch. Augenheilk. **94**, 167 (1924).

[3] BRUNNER, H.: Arch. Ohrenheilk. **107**, 157 (1921).

[4] POETZL u. SITTIG: Z. Neur. **1925**. [5] ECONOMO: Jb. Psychiatr. **1911**.

Was die *experimentelle Prüfung* anlangt, so sind klinisch die mannigfaltigsten Abweichungen vom normalen Verhalten gefunden worden.

Pathologisch-anatomisch gesichert ist nur, daß bei Läsion des **Deiterskernes** der einen Seite und Zerstörung der von diesen ausgehenden Bogenfasern experimentell kein *Nystagmus* auslösbar ist (Brunner und Bleier[1]). In einem anderen histologisch untersuchten Falle von Jones und Spiller[2] fand sich eine umschriebene Degeneration im Zentrum des Tegmen von der Medulla oblongata bis zum Pons. Auch hier war kalorisch und rotatorisch bei vor- und rückgeneigtem Kopfe kein Nystagmus — auch kein Vorbeizeigen auszulösen. Bei caudalen Deitersherden fehlt experimentell der horizontale Nystagmus; es tritt statt dessen vertikaler auf (Freemann[3], Wodak und Herrmann[4], Mauthner[5], eigene Fälle).

Sind die **hinteren Längsbündel**, sei es direkt oder kollateral, nur zum Teil betroffen, so treten die mannigfachsten *Nystagmusabweichungen* ein, die aber im Einzelfalle bei den verschiedenen Erregungen immer im gleichen Sinne vorhanden sind. Dies kommt besonders bei der kalorischen Untersuchung zum Ausdrucke, wenn wir kalt und heiß spülen. — Handelt es sich um eine zentrale Nystagmusänderung, dann ist der Nystagmus nach einer Richtung stärker, tritt also bei Kaltspülung der einen und Heißspülung der anderen Seite stärker hervor (im Gegensatze zu peripherer labyrinthärer Erregbarkeitsveränderung, bei der die Nystagmusstörung bei Kalt- und Heißspülung derselben Seite vorhanden ist). Dusser de Barenne und de Kleijn[6] haben auf Grund von Tierexperimenten und klinischer Beobachtung diesen Unterschied als charakteristisch für Großhirnläsionen angegeben. Nach unseren Erfahrungen kommt dieses Verhalten aber gerade bei Störungen im Bereiche der Medulla oblongata und Pons vor. Dieses Überwiegen des Nystagmus nach einer Richtung kommt auch beim Drehschwachreiz zum Ausdruck, indem die Augenzuckungen während der Drehung zu der Seite, nach welcher der Nystagmus stärker schlägt, stärker sind als während der gegensinnigen Drehung. Bei der Drehstarkreizung hingegen tritt dieses Verhalten nicht deutlich in Erscheinung, wahrscheinlich wegen der Mischung der verschiedenen Erregungsabläufe, die dabei eintritt (vgl. auch Vogel[7]).

Bei stärkerer Schädigung, über deren Einzelbedingungen wir aber noch nichts wissen, kann die schnelle Komponente fehlen und nur die langsame in Form der *Deviation der Augen* zum Ausdrucke kommen. So beschreibt Mauthner[8] bei frontal von der Brücke gelegenem Herde **(Vierhügel)** Deviation (Poetzl).

Bárány[9] hat unter Annahme eines Blickzentrums ausgesprochen, daß doppelseitige Zerstörung dieser Blickzentren bzw. deren Bahnen zu den primären Augenmuskelkernen die rasche Komponente des vestibularen Nystagmus ebenso wie die willkürlichen Augenbewegungen und den optischen Nystagmus aufhebe. Doch ist die Annahme eines supranucleären Blickzentrums, das v. Monakow[10] in den Zellen um den **Aquädukt** und in der **Formatio reticularis** vermutet, umstritten. Brunner[1] lehnt auf Grund seines mit Bleier histologisch geprüften Falles von Ponstuberkel dieses ab.

---

[1] Brunner u. Bleier: Arb. neur. Inst. Wien **22**, 133 (1919).
[2] Jones u. Spiller: Brain **48**, 334 (1925).
[3] Freemann: Arch. Neur. **7**, 454 (1922).
[4] Wodak u. Herrmann: Klin. Mbl. Augenheilk. **75**, 322 (1925).
[5] Mauthner: Mschr. Ohrenheilk. **59**, 672 (1925).
[6] Dusser de Barenne und de Kleijn: Arch. f. Ophthalm. **111**, 374 (1923).
[7] Vogel, M.: Zeitschr. f. Hals- usw. Heilk. **23**, 39 (1929).
[8] Mauthner: Zitiert unter Fußnote 5.
[9] Bárány, R.: Mschr. Ohrenheilk. **42**, 109 (1908) — Münch. med. Wschr. **1907**, 1072.
[10] v. Monakow, zitiert nach Bárány.

Die *Blicklähmung* geht mit Ausfall der vestibularen Augenbewegung durchaus nicht immer parallel, sondern häufiger ist das Verhalten, daß willkürliche Blicklähmung besteht, während bei vestibulärer Reizung noch Nystagmus zur gesunden oder — bei Ausfall der schnellen Komponente (BÁRÁNY[1], NEUMANN[2], RUTTIN[3], WIRTHS[4], ROENNE[5], BECK[6], FREMEL[7] u. a.) — Deviation nach der blickgelähmten Seite auf beiden (KLESTADT[8]) oder einem Auge vorhanden ist (MESSING[9]). Beobachtet ist auch Ausfall der schnellen Komponente nach der scheinbar gesunden Seite bei erhaltener zur blickgelähmten (BONDY[10], BRUNNER[11]).

Hier sei auch der Befund erwähnt, den LUTZ[12] beschreibt bei einer Ophthalmoplegia internuclearis anterior, d. h. einer supranucleären Lähmung der Mediales, die durch eine Läsion im hinteren Längsbündel (aufsteigende Fasern nach der Gabelung) zustande kommt. Im vorliegenden Falle war sie durch eine Encephalitis am Boden des 4. Ventrikels verursacht. Es fand sich absolute Unerregbarkeit der vertikalen und horizontalen Bogengänge bei der Kaltspülung, geringe Erregbarkeit der linken, aufgehobene der rechten vertikalen Bogengänge bei der Drehung. Auch die horizontalen Bogengänge waren dabei nur schwer erregbar. An dem Nystagmus nahmen nur die Laterales, nicht die Mediales teil.

Dieser Befund erinnert an Beobachtungen von DENNIS[13], der bei Ponserkrankungen auf der gleichen Seite völlige Unerregbarkeit, auf der Gegenseite fehlende Reaktion der Vertikalkanäle beschrieb.

Erinnert sei daran, daß das BIELSCHOWSKY*sche Zeichen* (Zurückbleiben der Augen bei Drehung des Kopfes) wiederum unabhängig von willkürlichen und labyrinthären Augenbewegungen vorhanden sein kann. Ferner sei erwähnt, daß NYLÉN[14] Abhängigkeit des Nystagmus von der Lage des Kopfes beschreibt.

Angeführt sei, daß auch Störungen bei *galvanischer Reizung* beschrieben sind. So berichtet JUNGER[15] über einen Ponstuberkel, der bis 10 MA keinen Nystagmus, wohl aber bei geringeren Stromstärken Fallreaktion zeigte. Wir selbst sahen bei zwei galvanisch geprüften Fällen Störungen, aber nicht Ausfall der Reaktionen.

Als allgemeine Regel können wir aus den bisherigen Beobachtungen über die Störungen des vestibularen Nystagmus nur ableiten, daß bei suprapontinem Sitze der Augenbewegungsstörung der labyrinthäre Nystagmus ausgelöst werden kann, bei intrapontinem nicht.

2. Vorbeizeigen und Fall.

Über die Veränderung des *Vorbeizeigens* wissen wir nichts Sicheres. Die Angabe von BRUNNER[16], daß es bei reinen Ponstumoren fehle, können wir an unseren Fällen nicht bestätigen. Wir fanden — allerdings mit der empfindlichen von uns angegebenen Methode! — fast stets Zeigestörungen, auch bei Prozessen der Medulla oblongata und Pons, die mit großer Wahrscheinlichkeit keinen Einfluß auf das Kleinhirn hatten.

Wir haben bei 12 Fällen, die nach den klinischen Symptomen eine Erkrankung von Medulla oblongata oder Pons aufwiesen, 11 mal Vorbeizeigen beobachtet, 2 mal mit nur einer Hand nach innen in Abductionsstellung — also in schwächster Form. Dieses Vorbeizeigen kam aber auch stets bei der experimentellen Reizung der Vestibularapparate zum Ausdruck.

---

[1] BÁRÁNY, zitiert nach BRUNNER. [2] NEUMANN, zitiert nach BRUNNER.
[3] WIRTHS: Z. Augenheilk. **26**, 318 (1911).
[4] RUTTIN: Österr. otol. Ges., 27. XI. 1911. Ref. Zbl. Ohrenheilk. **10**, 157 (1912) und vom 30. VI. 1919. Ref. ebenda **17**, 220 (1920).
[5] ROENNE: Klin. Mbl. Augenheilk. **49**, 561 (1911).
[6] BECK, O.: Mschr. Ohrenheilk. **1915**. [7] FREMEL: Österr. otol. Ges., Mai 1920.
[8] KLESTADT, W.: Passow-Schaefers Beitr. **23**, 177 (1926).
[9] MESSING: Encéphale **20**, 723 (1925). [10] BONDY, zitiert nach BRUNNER.
[11] BRUNNER: Zitiert auf S. 418. [12] LUTZ: Klin. Mbl. Augenheilk. **70**, 213 (1923).
[13] DENNIS: Ann. of Otol. **32**, 160 (1923).
[14] NYLÉN: Acta oto-laryng. (Stockh.) **8**, 250 (1925).
[15] JUNGER: Z. Hals- usw. Heilk. **3**, 225 (1922).
[16] BRUNNER: Zbl. Neur. **24**, H. 1 (1926).

Mangels pathologisch-anatomischer Befunde ist es nicht möglich anzugeben, welche Bahnen für das beobachtete Vorbeizeigen in Frage kommen. Wir können nur das Vorhandensein des Vorbeizeigens betonen.

Dieses Vorbeizeigen geht durchaus nicht mit dem Nystagmus parallel; wir haben einige Kranke ohne Spontannystagmus, wohl aber mit Vorbeizeigen gesehen; bei den anderen ist mehrfach das Vorbeizeigen entgegengesetzt der stärkeren Nystagmusrichtung, jedoch nicht immer.

Spontanes Vorbeizeigen und Störungen des reaktiven Zeigens fanden auch Wodak und Fischer[1] bei einem Luetiker. Dieser zeigte Nystagmus rechts mehr als links, Abweichereaktion und Vorbeizeigen des linken Armes nach außen, Arm-Tonusreaktion links nach unten, Fall nach rechts. Nach Rechtsdrehung keine Reaktion, nach Linksdrehung Andeutung von Nachnystagmus, Spur Abweichereaktion und Vorbeizeigen mit dem rechten Arme nach innen, kalorisch war die linke Seite unerregbar, rechts trat nur geringe Abweichereaktion mit dem rechten Arme nach außen auf. Die Autoren nehmen hier eine Läsion des linken Vestibularisendkernlagers an.

Bei unseren Fällen war in gleicher Richtung wie das Vorbeizeigen auch meist *Fallneigung* vorhanden. Erwähnt sei, daß Brunner[2] die primäre Lateropulsion auf Erkrankung der Medulla oblongata bezieht.

Bei *experimenteller Erregung* weisen die *Zeigereaktionen* dem spontanen Vorbeizeigen entsprechende Störungen auf. Besteht spontanes Vorbeizeigen nach einer Seite, so sehen wir bei calorischer und rotatorischer Reizung das reaktive Vorbeizeigen nach dieser Richtung ausgesprochener — unter Umständen kann solche Differenz der Zeigereaktionen dem spontanen Vorbeizeigen voran gehen. Der gewissermaßen quantitative Vergleich der Stärke des Vorbeizeigens eines jeden Armes ist in feinerem Maße nur bei Anwendung unserer Modifikation faßbar, wenn man, wie wir regelmäßig zu tun pflegen, die Stärke des Vorbeizeigens im Vergleiche beider Seiten abschätzt. Außer gleichsinniger Abweichung kommt auch Dissoziation beim Vorbeizeigen vor, wie z. B. in dem oben angeführten Falle von Ponstumor, der bei spontanem Vorbeizeigen nach rechts kalorisches Vorbeizeigen nur nach links, rotatorisches nur nach rechts aufwies.

Besonders auffallend kann die Zeigestörung nach dem Drehstarkreize im Sinne von Güttich[3] sein, indem hierbei das Vorbeizeigen mehr oder weniger fehlen kann. Auch isoliertes Ausbleiben der kalorischen Zeigereaktion links bei einer luetischen, — klinisch angenommenen — Erkrankung der linken Brückenhaube ist beschrieben (Vogl[4]).

Ähnliche Verhältnisse weist die *Fallreaktion* auf, die bei experimenteller Erregung in gleichem Sinne wie spontan verschieden stark ausfallen kann.

Wir finden also bei Erkrankungen im Bereiche der Medulla oblongata und Pons klinisch sowohl sehr verschiedenartige spontane Gleichgewichtsstörungen wie Abweichungen der experimentellen Reaktionen, die wir zum Teil auf bestimmte Bahnabschnitte zurückzuführen vermögen. Für die Mehrzahl der Abweichungen fehlen uns aber pathologisch-anatomische Befunde, so daß wir bei der physiologischen Auswertung sehr viel auf Vermutungen angewiesen sind.

III. Mittelhirn.

Die oben geschilderten Störungen der willkürlichen Blickrichtung im Bereiche des Fasciculus longitudinalis dorsalis und der Augenmuskelkerne gehören zum Teile schon in das Gebiet des Mittelhirnes.

---

[1] Wodak u. Fischer: Med. Klin. **20**, 209 (1924).
[2] Brunner, H.: Mschr. Ohrenheilk. **58**, 702 (1924).
[3] Güttich, A.: Passow-Schaefers Beitr. **16**, 230 (1921).
[4] Vogl: Mschr. Ohrenheilk. **56**, 639 (1922).

Eine Erkrankung des **Nucleus ruber** haben SCHALTENBRAND und FRANK[1] bei einem Kinde beobachtet. Hier fanden sie eine Verschiebung der 0-Stellung für *kompensatorische Augendrehung* um 90° nach oben und glauben diese auf eine Erkrankung des roten Kernes zurückführen zu sollen, da nach den RADEMAKERschen[2] Tierversuchen dieser das Zentrum für die Stellreflexe darstellt.

Wir selbst haben unter unseren Fällen auch eine wahrscheinliche Erkrankung des Nucleus ruber. Hier fand sich kein Nystagmus, hingegen Vorbeizeigen nach links und unten mit Absinken des linken Armes, jedoch keine allgemeinen Tonusstörungen; Fallneigung war nicht vorhanden; Vorbeizeigen kam bei Kalt- und Heißspülung entsprechend zum Ausdrucke; Nystagmus war bei Spülung links mehr als rechts vorhanden, ebenso nach der Drehung. Eine gewisse Übererregbarkeit kam dadurch zum Ausdruck, daß nach der Drehung Erbrechen auftrat.

Abweichungen der *kalorischen Augenbewegungen* bei einem Falle mit Blicklähmung führt MAUTHNER[3] auf Blutungen zurück, die er histologisch in der Umgebung des 3. Ventrikels **(Vierhügel)** nachweisen konnte. In diesem Falle ergab Kaltspülung links eine Hebung des linken und Senkung des rechten Auges, umgekehrt Kaltspülung rechts eine Hebung des rechten und Senkung des linken Auges.

GRANT und FISHER[4] beschreiben bei einem Gliom, das den **Aquaeductus Sylvii und 3. Ventrikel** bis zum Corpus quadrigeminum betraf, und einem Papillom des 3. Ventrikels ungleichen Schwindel, excessives *Vorbeizeigen*, starken experimentellen *Nystagmus* bzw. heftigen Nystagmus mit Übelkeit und Erbrechen. Ähnlich hat FISCHER[5] bei einem **Vierhügeltumor** Übererregbarkeit für *Nystagmus* berichtet. Es ist jedoch fraglich, ob diese Erscheinungen als Lokalsymptome zu werten sind, da die experimentelle Übererregbarkeit der Gleichgewichtsapparate ein allgemeines Hirndrucksymptom darstellt.

IV. Kleinhirn.

BÁRÁNY u. WITTMAACK: Funktionelle Prüfung des Vestibularapparates. Ref., geh. in der Dtsch. otol. Ges. Jena **1911**, 37. — BRUNNER, E.: Ergebnisse der klinischen Funktionsprüfung des Ohres bei Erkrankungen der Medulla oblongata und des Kleinhirns. Zbl. Neur. **37**, 145. — DUSSER DE BARENNE: Die Funktion des Kleinhirns. Handb. d. Neurol. d. Ohres von ALEXANDER-MARBURG **1**, 589. Berlin-Wien 1924. — FISCHER, J.: Hirntumor und Gehörorgan. Mschr. Ohrenheilk. **55**, 56 (1921). — GRAHE, K.: Die moderne Vestibularuntersuchung und ihre klinische Bedeutung. Zbl. Hals- usw. Heilk. **10**, 473 (1927). — GÜTTICH: Die intrakraniellen Komplikationen der Mittelohreiterung. Handb. d. Chir. d. Ohres usw. von KATZ-BLUMENFELD **2**, 473. Leipzig 1924. — HEINE u. BECK: Hirnabsceß. Handb. d. Hals-Nasen-Ohrenheilk. von DENKER-KAHLER **8** III, 201. Berlin-München 1927. — KARPLUS: Physiologie des Kleinhirns. Handb. d. Neurol. d. Ohres von ALEXANDER-MARBURG **1**, 673. Berlin-Wien 1924. — MARBURG, O.: Die Tumoren im Bereiche des Cochlear-, Vestibularsystems und Kleinhirns. Ebenda **3**, 1 (1926). — NEUMANN: Der otitische Kleinhirnabsceß. Wien-Leipzig 1907.

Von jeher hat man das Kleinhirn mit Gleichgewichtsstörungen und dem Vestibularapparate in Verbindung gebracht. Und wir haben bei der Darstellung der zentralen Bahnen schon ausgeführt, daß außer den direkten in das Kleinhirn einstrahlenden Vestibularisfasern EDINGERS die Sekundärverbindungen der Kerne außerordentlich innig sind.

So nahm man besonders auf Grund der später genauer zu erwähnenden Untersuchungen BÁRÁNYS[6] an, daß der gesamte vestibulare Reflexbogen über das Kleinhirn gehe.

---

[1] SCHALTENBRAND u. FRANK: Psychiatr. Bl. (holl.) **1926**, Nr 4 u. 5.
[2] RADEMAKER: Klin. Wschr. **2**, 404 (1923). [3] MAUTHNER: Mschr. Ohrenheilk. **59**, 672 (1925).
[4] GRANT u. FISHER: J. Psychol. u. Neur. **34**, 113 (1926).
[5] FISCHER: Dtsch. otol. Ges. **1921**, 297.
[6] BÁRÁNY, R.: Mschr. Ohrenheilk. **45**, 505 (1911) — Wien. med. Wschr. **1911**, Nr 34 — Dtsch. med. Wschr. **1913**, 637, 674 — Internat. Zbl. Ohrenheilk. **13/14**, 161 (1915/16).

A. Reaktionen nach operativer Kleinhirnzerstörung.

Diese Anschauung ist aber nicht mehr aufrecht zu erhalten. Nicht nur konnten Dusser de Barenne[1], de Kleijn und Magnus[2], Simonelli und Giorgio[3] u. a. im Tierversuch nachweisen, daß nach vollständiger Kleinhirnexstirpation alle vestibularen Reflexe auslösbar sind, sondern auch beim Menschen wurden analoge Beobachtungen angestellt:

Die erste Beobachtung stammt von Marx[4]. Dieser fand bei einem Kinde, dem operativ fast das ganze Kleinhirn abgetragen war, deutlichen Dreh-, Drehnach- und kalorischen Nystagmus.

Einem Kranken de Stellas[5] wurde bei einer Kleinhirnoperation die eine Kleinhirnhälfte fast völlig abgetragen, wie später histologisch nachgeprüft wurde. Kalt- und Heißspülung lösten trotzdem Nystagmus aus.

Wodak und Fischer[6] sahen bei einem Kranken Poetzls nach operativer Entfernung der rechten Kleinhirnrinde bis zum Nucleus dentatus Nystagmus, Vorbeizeigen und Abweichereaktion bei Heiß- und Kaltspülung auftreten.

Brunner[7] beschreibt einen Fall, dem links $^2/_3$, rechts $^1/_3$ der Kleinhirnhemisphären operativ abgetragen waren. Auch hier fand er bei Kaltspülung und bei Drehstarkreizung entsprechend Nystagmus, Vorbeizeigen und Fallreaktion.

Wir selbst[8] haben über einen Fall berichtet, bei dem mehr als die rechte Kleinhirnhälfte operativ abgetragen war, wie die einige Tage später erfolgte Obduktion bestätigte. Hier ergab Kalt- und Heißspülung typische Augenbewegungen. Auch erfolgte bei Kaltspülung rechts reguläres Vorbeizeigen nach rechts.

Hier ist auch ein Fall von Bénesi und Brunner[9] einzureihen, bei dem trotz ausgedehnter Erweichung der Kleinhirnrinde, die histologisch überprüft wurde, normale Erregbarkeit der Labyrinthe vorhanden war.

Wenn demnach auch die Annahme, daß der vestibulare Reflexbogen über das Kleinhirn verlaufe, auch beim Menschen nicht aufrecht erhalten werden kann, so steht doch auf Grund vieler klinischer Beobachtungen eine Beeinflussung der Vestibularreaktionen durch das Kleinhirn außer Frage.

B. Kleinhirnerkrankungen und -tumoren.

Betrachten wir die einzelnen vestibularen Reaktionen, so ist der

1. Schwindel

eines der häufigsten Symptome bei Kleinhirnerkrankungen. Es handelt sich dabei meistens um Drehschwindel und dieser wird mit Erregung der eben erwähnten vestibularen Bahnen in Verbindung gebracht.

Stewart und Holmes[10] haben behauptet, aus der Richtung der Scheindrehung bei Geschwülsten der hinteren Schädelgrube auf intra- oder extracerebellaren Sitz schließen zu können: Bei intracerebellaren Tumoren gehe die scheinbare Drehung der Umgebung und des Kranken selbst von der kranken zur gesunden Seite; bei extracerebellarem Sitz hingegen gehe die Scheindrehung der Umgebung ebenfalls von der kranken zur gesunden Seite, die Scheindrehung des Kranken selbst aber von der gesunden zur kranken Seite. Diese Angaben haben aber späteren Nachprüfungen nicht standgehalten (Bruns[11], Allen Star[12],

---

[1] Dusser de Barenne: Handb. d. Neurol. d. Ohres von Alexander-Marburg **1**, 589. Berlin-Wien 1924.

[2] de Kleijn u. Magnus: Pflügers Arch. **178**, 124 (1920).

[3] Simonelli u. Giorgio: Arch. ital. Otol. **36**, 818. Ref. Zbl. Hals-usw. Heilk. **9**, 45 (1925).

[4] Marx: Verh. dtsch. otol. Ges., Jena **1913**, 184.

[5] de Stella: Ann. Mal. Oreille **41**, 345 (1922).

[6] Wodak u. Fischer: Dtsch. med. Wschr. **1925**, Nr 49.

[7] Brunner, H.: Zbl. Neur. **37**, 145.

[8] Grahe, K.: Z. Laryng. usw. **17**, 99 (1928).

[9] Bénesi u. Brunner: Mschr. Ohrenheilk. **55**, 9 (1921).

[10] Stewart u. Holmes: Brain **27**, 522 (1904).

[11] Bruns, L.: Die Geschwülste des Nervensystems. Berlin: Karger 1908.

[12] Allen Star, M.: Amer. J. med. Sci. **39**, 531 (1910 — J. nerv. Dis. **37**, 401 (1910); zitiert nach Marburg: Zitiert auf S. 417.

OPPENHEIM[1], JUMENTIÉ[2], HOMBURGER[3], BÁRÁNY[4], MARBURG u. a.); auch HOLMES[5] selbst hat bei Kriegsverwundungen seine früheren Beobachtungen nicht bestätigt. Es ist vielmehr SCHEDE[6], RHESE[7] und MARBURG zuzustimmen, daß die Scheinbewegung immer der langsamen Komponente des Nystagmus entspricht.

Außer dem Drehschwindel kommt auch unsystematischer (HITZIG[8]) Schwindel vor, nach MARBURG in zwei Drittel der Fälle. Dieser tritt besonders auf bei Lagewechsel oder Änderung der Kopfhaltung (BONHÖFFER[9]) oder auch nur der Blickrichtung (MARBURG). Unter Umständen findet er sich nur in einer bestimmten Lage und zwar der dem Tumor entgegengesetzten (R. SCHMIDT[10]). Wenn auch die Annahme von LEIDLER[11] noch nicht bewiesen ist, daß jeder Hirnschwindel letzten Endes vestibular bedingt ist, so möchten wir bei der Abgrenzung der eben genannten Formen doch mehr, als es z. B. MARBURG tut, an Vorhofsstörungen denken, deren Charakteristicum ja gerade in dem Fehlen von Drehempfindungen und dem Auftreten von Lagestörungen besteht.

Es ist aber heute noch nicht möglich zu entscheiden, ob bei dem Kleinhirnschwindel immer letzten Endes eine vestibuläre Störung zugrunde liegt — so nehmen z. B. PICHEAUD und SIMEON[12] Fortleitung des Druckes der hinteren Schädelgrube über den Saccus endolymphaticus auf das Labyrinth an — oder ob es auch unabhängig davon einen reinen Kleinhirnschwindel gibt (BABINSKI und TOURNEY[13]).

2. Das Erbrechen.

das gerade bei raumbeschränkenden Prozessen der hinteren Schädelgrube besonders häufig ist, sprechen wir, wie wir früher ausgeführt haben, nicht als eigentliches Vestibularsymptom an. Angeführt sei hier, daß FISHER[14] auf Grund autoptisch kontrollierter Fälle angibt, daß subtentorielle Tumoren bei experimenteller Erregung keine Nausea machen, im Gegensatz zu supratentorieller.

Nur selten fehlt bei Kleinhirnerkrankungen der

3. Nystagmus.

Er kommt nach UTHOFF[15] in 42% von Kleinhirnerkrankungen meist in der Form des gewöhnlichen Rucknystagmus, aber gar nicht so selten auch als Pendelzittern vor. Doch wird von MARBURG die letztere Form bei Kleinhirnstörungen bezweifelt. Wir selbst[16] haben klinisch einwandfrei den Pendelnystagmus als Kleinhirnsymptom auch noch nicht gesehen, möchten aber auf unser vom Kleinhirn experimentell beim Menschen ausgelöstes Pendelzittern hinweisen (vgl. S. 425).

---

[1] OPPENHEIM, H.: Lehrbuch der Nervenkrankheiten, 6. Aufl., S. 1384. Berlin: Karger 1913.

[2] JUMENTIÉ, J.: Les tumeurs de l'angle ponto-cérébelleux. Paris: Steinheil 1911.

[3] HOMBURGER, zitiert nach MARBURG: Zitiert auf S. 417.

[4] BÁRÁNY, zitiert nach MARBURG: Zitiert auf S. 417.

[5] HOLMES: Brain **40**, 461 (1917) — Lancet **202**, 1177, 1231; **203**, 59, 111 (1922).

[6] SCHEDE, zitiert nach RHESE.

[7] RHESE: Z. Ohrenheilk. **70**, 262 (1914).

[8] HITZIG: Der Schwindel. Nothnagels Handb., 2. Aufl. Wien u. Leipzig: Ewald & Wollenberg 1911.

[9] BONHOEFFER: Mschr. Psychiatr. **24**, 379 (1908).

[10] SCHMIDT: Wien. klin. Wschr. **11**, 1170 (1898).

[11] LEIDLER: Der Schwindel. Handb. d. Neurol. d. Ohres von ALEXANDER-MARBURG **1**, 553. Berlin-Wien 1924.

[12] PICHEAUD u. SIMEON: Progrès méd. **53**, 1951 (1925).

[13] BABINSKI u. TOURNAY: Les symptomes des mal. du cervelet et leurs significations. 17. Internat. Congr. of Med. London **1**, 1 (1913).

[14] FISHER, L.: Laryngoscope **39**, 538 (1929).

[15] UTHOFF, zitiert nach SCHARNKE: Arch. f. Psychiatr. **65**, 249 (1922).

[16] GRAHE: Z. Laryng. usw. **17**, 99 (1928).

In klinischen Beobachtungen ist schon von Okada[1] 1900 und Pontoppidan[2] 1906 auf die Wichtigkeit des Nystagmus als Kleinhirnsymptom hingewiesen worden. Besonders aber war es Neumann[3] 1907, der angab, daß Nystagmus zur kranken Seite — neben solchem zur gesunden — für Kleinhirnabsceß spreche. Diese Erfahrungen sind mannigfach, besonders auch in den größeren Zusammenstellungen von Fremel[4] und Lund[5] bestätigt worden.

Fremel fand in 14 von 16 Fällen den Nystagmus meist zur kranken Seite, Lund fand ihn, im Gegensatz zu Fremel und Jansen, stets einseitig, und zwar meist (7 von 10 Fällen) grobschlägig zur kranken Seite. Gelegentlich trat zu diesem feinschlägiger Nystagmus zur gesunden Seite hinzu. Während Lund den Nystagmus zur kranken Seite als Kernreizsymptom auffaßt, sieht er denjenigen zur gesunden Seite als Lähmungssymptom an.

Viel wechselnder sind die Erfahrungen bei Kleinhirntumoren.

Brunner[6] hat die Befunde von 36 Fällen des Schrifttums und eigener Beobachtungen zusammengestellt. Es fand sich bei Wurmtumoren 8mal Nystagmus von sehr geringer Intensität und wechselnder Schlagrichtung, 4mal fehlte Nystagmus. Bei Hemisphärentumoren war 17mal Nystagmus vorhanden, während er in 7 Fällen fehlte. Auch hier war die Schlagrichtung nicht einheitlich: 8mal schlug er nach beiden Seiten, 4mal zur gesunden, 4mal zur kranken Seite, 1mal vertikal nach aufwärts. Grey[7] fand bei 34 intracerebellaren Tumoren 11mal keinen Nystagmus, bei 17 extracerebellaren hingegen stets. Marburg vermißt den Spontannystagmus fast nie. Wir selbst sahen bei 8 operativ und autoptisch sichergestellten eigenen Fällen von Kleinhirntumoren und -cysten stets Spontannystagmus, dessen Intensität jedoch wechselte. Bei solchen der Hemisphären war er einmal nur zur kranken Seite gerichtet, einmal nach der kranken Seite grobschlägiger und stärker, bei einem dritten Falle wechselte die Intensität der Schlagrichtung, meist war sie stärker zur gesunden Seite. Bei zwei nach dem Kleinhirnbrückenwinkel zu sich ausdehnenden Tumoren war das Augenzucken stärker nach der gesunden Seite, ebenso bei einer walnußgroßen Geschwulst von Nodulus und Uvula, welche die rechte Seite der Medulla oblongata mitergriffen hatte. Bei zwei Tumoren des Wurms und einer Cyste der Mittellinie war Vertikalnystagmus nach oben und unten und nur nach unten vorhanden.

Also auch bei uns ein mannigfaltiges Bild, bei dem uns der Vertikalnystagmus bei Wurmaffektionen und der zur gesunden Seite stärkere Nystagmus bei Ausdehnung der Geschwülste nach dem Kleinhirnbrückenwinkel zu diagnostisch beachtenswert erscheint.

Schon Oppenheim[8] betonte, daß der Kleinhirnnystagmus sich oft bei verschiedener Kopfstellung ändert. Im Schrifttume ist diese Beobachtung oft bestätigt worden, doch ist vor Kenntnis der von Magnus und de Kleijn[9] entdeckten Halsreflexe nicht darauf geachtet worden, ob der Nystagmuswechsel bei Änderung der Stellung des Kopfes gegen den Körper (Halsreflex) oder im Raume (Labyrinthreflex) eintrat. Neuere Untersuchungen von Nylén[10] und Lund[5], Boserup[11], Kragh[12] sowie eigene Beobachtungen haben gezeigt, daß es teilweise sich um Labyrinth- d. h. Otolitheneinflüsse handelt.

Bei solch wechselnden Befunden bezüglich des Nystagmus ist die Frage aufgeworfen worden, ob dieser überhaupt ein eigentliches Kleinhirnsymptom darstellt, d. h. ob er vom Kleinhirn selbst ausgelöst werden kann.

---

[1] Okada: Diagnose und Chirurgie des otogenen Kleinhirnabscesses. Jena 1900.
[2] Pontoppidan: Disp. Kopenhagen 1906; zitiert nach Lund: Z. Hals- usw. Heilk. **14**, 341 (1926).
[3] Neumann: Der otitische Kleinhirnabsceß. Wien 1907.
[4] Fremel: Mschr. Ohrenheilk. **57**, 930 (1923).
[5] Lund: Z. Hals- usw. Heilk. **14**, 341 (1926).
[6] Brunner: Zbl. Neur. **44**, 1 (1926).
[7] Grey: J. amer. med. Assoc. **45**, 135 (1915).
[8] Oppenheim: Lehrbuch der Nervenkrankheiten, 3. Aufl. 1902.
[9] Magnus u. de Kleijn: Pflügers Arch. **154**, 178 (1913).
[10] Nylén: Acta oto-laryng. (Stockh.) **7**, 335 (1925); **9**, 179 (1926).
[11] Boserup: Dän. oto-laryng. Ges. v. 4. X. 1922. Ref. Zbl. Hals- usw. Heilk. **3**, 216 (1923).
[12] Kragh, zitiert nach Borries: Mschr. Ohrenheilk. **57**, 644 (1923).

Von vielen Autoren wird diese Frage verneint:

Einmal ist im Tierexperiment bei teilweiser oder völliger Kleinhirnentfernung kein Nystagmus zu beobachten, wie zahlreiche Forscher festgestellt haben, von denen nur Högyes, Ferrier und Turner, Risien Russel, Munk, Magnus und de Kleijn, Dusser de Barenne[1] und Rademaker erwähnt seien. Andererseits ist auch beim Menschen Fehlen des Nystagmus vor und nach Absceßeröffnung beschrieben worden (Neumann[2], Stenvers und de Kleijn[3], Amado[4], Just[5], Tesař[6], Ferreri[7], Specht[8], Krepuska[9] u. a. Gelegentlich wurde Verschwinden des Nystagmus nach Eröffnung des Abscesses beobachtet (Neumann[10], Dusser de Barenne[11]) in dem Falle Neumanns konnte er durch Tamponade der Absceßhöhle wieder hervorgerufen werden. Dazu kommt, daß auch bei Großhirnabscessen bei Entwicklung nach dem Occipitallappen zu mehrfach horizontalrotatorischer Nystagmus beschrieben ist, der nach Eröffnung des Abscesses verschwand (Döderlein[12], Henke[13], Wagener[14], Lange[15], Ruttin[16], O. Beck[17], Brunner[18], Alcalay[19]).

Aus diesen Gründen wird der Kleinhirnnystagmus entweder als Diaschisiserscheinung (Bing[20]) oder als fortgeleitete Druckwirkung auf die Medulla oblongata aufgefaßt (Leidler[21], Stenvers[22], Dusser de Barenne, Marburg, Lund[23] u. a.).

Diesen Beobachtungen stehen aber andere gegenüber, in denen beim Tier leichte Reizung bestimmter Kleinhirnbezirke Augenbewegungen auslöste (Prévost, Ferrier, Hitzig, Lewandowsky, Dusser de Barenne, Knoll, Hoshino[24]) — beim Kaninchen Nystagmus bei Berührung einer Stelle des Sulcus paramedianus (Hitzig), Augenrollung bei Reizung des Flocculus (Bárány[25]) —, vor allem aber neuere Versuche von Démétriades und Spiegel[26]: diese exstirpierten bei Kaninchen ein Labyrinth; nach Abklingen des Spontannystagmus rief dann Kauterisation umschriebener Kleinhirnrindenbezirke Nystagmus hervor.

Am Menschen haben wir selbst[27] eine im gleichen Sinne sprechende Beobachtung gemacht:

Bei einem Kranken mit operativ eröffnetem Kleinhirnabsceß rief leichte mechanische Reizung der oberen Wand des Abscesses — der in der Gegend des Lobus biventer gelegen war — pendelartige Augenbewegungen hervor, Streichen der unteren Wand bewirkte Augen-

---

[1] Dusser de Barenne: Zitiert auf S. 421. (Daselbst auch die übrige Literatur.)
[2] Neumann: Zitiert auf S. 424.
[3] Stenvers: Psychiatr. Bl. (holl.) **1921**, 237.
[4] Amado: Ann. Mal. Oreille **41**, 88 (1922).
[5] Just: Roy. Soc. of med. Sect. of Otol. London, 6. III. 1926. Ref. Zbl. Hals- usw. Heilk. **9**, 432 (1927).
[6] Tesař: Oto-laryng. Ges. Prag, 3. XI. 1925. Ref. Zbl. Hals- usw. Heilk. **9**, 741 (1927).
[7] Ferreri: Arch. internat. Laryng. etc. **5**, 897 (1926).
[8] Specht: Niedersächs. Ohren-Nasen-Hals-Ärzte Hamburg, 20. III. 1927. Ref. Zbl. Hals- usw. Heilk. **10**, 955 (1927).
[9] Krepuska: Otol. Ges. Budapest, 24. XI. 1927. Ref. Zbl. Hals- usw. Heilk. **11**, 872 (1928).
[10] Neumann: Österr. otol. Ges., 17. XI. 1905.
[11] Dusser de Barenne: S. 653. Zitiert auf S. 421.
[12] Döderlein: Z. Ohrenheilk. **77**, 14 (1918).
[13] Henke: Arch. Ohrenheilk. **86**, 113 (1911).
[14] Wagener: Berliner otol. Ges., 8. I. 1907. Ref. Z. Ohrenheilk. **54**, 411 (1907).
[15] Lange: Ebenda.
[16] Ruttin: Mschr. Ohrenheilk. **43**, 304 (1909).
[17] Beck, O.: Österreich. otol. Ges. April 1921.
[18] Brunner, zitiert nach Alcalay.
[19] Alcalay: Mschr. Ohrenheilk. **58**, 107 (1924).
[20] Bing, zitiert nach Dusser de Barenne: Zitiert auf S. 421.
[21] Leidler: Wien. med. Wschr. **1917**, 1624 — Mschr. Ohrenheilk. **52**, 403 (1918).
[22] Stenvers, zitiert nach Dusser de Barenne: Zitiert auf S. 421.
[23] Lund: Zitiert auf S. 424.
[24] Hoshino vgl. Dusser de Barenne: Zitiert auf S. 421, daselbst S. 632.
[25] Bárány, zitiert nach Dusser de Barenne.
[26] Démétriades u. Spiegel: Z. Hals- usw. Heilk. **19**, 250 (1927).
[27] Grahe: Z. Laryng. usw. **17**, 99 (1928).

zuckungen mit schneller Komponente zur gleichen Seite; Spülung der Absceßhöhle mit Wasser von 41° löste Augenzucken mit schneller Komponente zur Gegenseite, mit Wasser von 35° solche zur gleichen Seite aus. Galvanische Erregung rief bei Anode im Hirn sehr grobe, rollende Augenzuckungen, die von den früheren durchaus verschieden waren, zur gleichen, bei Kathode im Hirn solche zur Gegenseite hervor.

Wichtig bei dieser Beobachtung scheint vor allem, daß die mechanische Berührung so leise ausgeführt wurde, daß eine Druckfortleitung zumal bei entleertem Abscesse nicht wahrscheinlich ist. Der Befund von Pendelnystagmus bei Streichen der oberen Wand der Absceßhöhle erinnert an die Angaben Uthoffs[1] über das Vorkommen von Pendelnystagmus bei Kleinhirnerkrankungen; der Rucknystagmus zur kranken Seite beim Streichen der unteren Wand hingegen an die Tierversuche von Démétriades und Spiegel, welche Nystagmus zur geschädigten Seite auslösten.

Daß dieser Nystagmus nichts mit dem peripheren Labyrinthe zu tun hat, geht auch daraus hervor, daß die kalorische und galvanische Reizung bei Heiß- und Kaltspülung bzw. Stromumkehr einen Wechsel der Richtung des Nystagmus ergaben und zwar entgegengesetzt derjenigen, die bei peripherer Labyrinthreizung zu erwarten war. Dieser Befund spricht auch dafür, daß es sich nicht um Auslösung einer Nystagmusbereitschaft, wie z. B. bei dem Auftreten von Nystagmus bei fehlendem Labyrinthe handelt, da in diesen Fällen kein Umschlag des Nystagmus auftritt (vgl. S. 393). Auch der Unterschied im Charakter des galvanischen Nystagmus, bei dem mit größter Wahrscheinlichkeit Stromschleifen in die Tiefe gingen, spricht dafür, daß der mechanisch und kalorisch ausgelöste Nystagmus kein Fernsymptom darstellt, sondern reflektorisch von der Kleinhirnsubstanz ausgelöst war.

Wir stehen deshalb auf dem Standpunkte, daß der sog. Kleinhirnnystagmus beim Menschen teilweise eine Fernwirkung auf die Medulla oblongata darstellt, daß aber auch reflektorisch vom Kleinhirn aus Nystagmus ausgelöst werden kann, wie auch Babinski und Tournay[2], Cushing[3], Walshe[4] und Mackenzie[5] u. a. annehmen, der wahrscheinlich besonders dann manifest wird, wenn besondere Erregbarkeitsveränderungen (der Labyrinthkerne? Démétriades und Spiegel[6]) bestehen.

Unter diesen Umständen nimmt es nicht wunder, daß auch der *experimentelle Vestibularnystagmus* bei Kleinhirnerkrankungen verändert ist.

Wir haben schon eingangs angeführt, daß er an sich im Tierexperiment wie bei den vereinzelten Beobachtungen am Menschen auch ohne Kleinhirn auslösbar ist. Betrachten wir aber in diesen Fällen die experimentelle Erregung von der quantitativen Seite, dann finden wir doch im allgemeinen Veränderungen.

Bei de Stella[7] trat der wieder auslösbare kalorische Kaltnystagmus langsamer und schwächer als normal auf.

Bei dem Poetzlschen Falle (Wodak und Fischer[8]) waren wesentliche Änderungen in der Nystagmuserregbarkeit nicht vorhanden („bei mehreren genauen Untersuchungen wurden die vestibularen Reaktionen [Nystagmus und tonische Reflexe] deutlich vorhanden gefunden, *letztere* [im Original nicht *cursiv*] vielleicht etwas schwächer auslösbar"). Bei Brunner[9] war trotz beiderseitiger Kleinhirnabtragungen auf der einen Seite der kalorische

---

[1] Uthoff, zitiert nach Scharnke: Arch. f. Psychiatr. **65**, 249 (1922).
[2] Babinski u. Tournay: 17. Internat. Congr. of Med. London **1**, 1 (1913).
[3] Cushing: Tumours of the nerv. acust. Philadelphia: Saunders Comp. 1917.
[4] Walshe: J. Laryng. a. Otol. **38**, 419 (1923).
[5] Mackenzie: Ann. of Otol. **32**, 427 (1923).
[6] Démétriades u. Spiegel: Z. Hals- usw. Heilk. **19**, 250 (1927).
[7] de Stella: Ann. Mal. Oreille **41**, 345 (1922).
[8] Wodak u. Fischer: Dtsch. med. Wschr. **49** (1925).
[9] Brunner: Zbl. Neur. **44**, 1 (1926).

Nystagmus normal, auf der anderen Seite herabgesetzt; hingegen rotatorisch beiderseits deutlich Untererregbarkeit vorhanden.

Bei unserem Kranken[1] war im ganzen die Erregbarkeit für Nystagmus bei Kalt- und Heißspülung herabgesetzt gegenüber der Norm.

Während wir also bei diesen operativ geschädigten Kleinhirnfällen mehrfach herabgesetzte Erregbarkeit für Nystagmus finden, sind die Angaben bei den klinischen Erkrankungen des Kleinhirns sehr wechselnd:

Neumann[2] hält bei Kleinhirnabscessen Übererregbarkeit für charakteristisch. Jedoch ist dieser Befund durchaus nicht überall bestätigt worden. Und auch wir selbst können keine Regel der experimentellen vestibularen Erregbarkeit bei Kleinhirnabscessen erkennen. Nach unseren Erfahrungen ist der Ausfall bei kalorischer und Dreherregung sehr wenig einheitlich.

Auch bei Tumoren ist experimentelle Übererregbarkeit nicht häufig gefunden.

Brunner[3] gibt sie unter 41 Fällen 5mal an.

Wir selbst sahen sie nur einmal rotatorisch, während derselbe Fall kalorisch keine Übererregbarkeit zeigte. Unsere übrigen Fälle wiesen mehrfach — jedoch nicht regelmäßig — kalorischen Nystagmus von sehr geringer Intensität auf. Die Latenzzeit und Dauer hingegen entsprach bei der Schwachreizprüfung in unserer Modifikation den normalen Verhältnissen. Bei einem älteren Falle wurde nur Massenspülung angewandt, die erst nach 300 bzw. 400 ccm Wasser Nystagmus auslöste. Oft war die Beobachtung durch den Spontannystagmus sehr erschwert. Auch rotatorisch bestanden Störungen: bei dem einen Kranken, wie schon erwähnt, im Sinne einer Verlängerung der Dauer des Nachnystagmus nach 10maliger Drehung, jedoch außerdem gestört insofern, als die Augenzuckungen nicht auf beiden Augen gleichmäßig vorhanden waren, sondern häufig nur auf dem der kranken Seite entgegengesetzten. In 2 Fällen bestand keine wesentliche Veränderung in Dauer und Intensität des Drehnachnystagmus, bei dem 4. Kranken war eine ausgesprochene Verkürzung derselben vorhanden.

Auch Unerregbarkeit für Nystagmus ist beschrieben worden — nach Brunner 6 Fälle des Schrifttums. Wenn dabei, wie in den Fällen von Kompanejetz[4], komplette Acusticusausschaltung bestand, so wird man an eine Nervenstamm- bzw. Labyrinthstörung denken müssen. In anderen Fällen war normales Gehör vorhanden. Jedoch ist dieser Befund selten und wurde bei dem verschiedensten Sitze des Tumors bzw. der Cyste gefunden. Es ist daher unwahrscheinlich, daß es sich dabei um eine an das Kleinhirn gebundene Störung handelt. Vielmehr wird man an meningeal fortgeleitete Vestibularisstamm- oder -kernstörungen denken müssen.

Von amerikanischen Autoren (Wishart[5]) ist Herabsetzung bzw. Auslöschung der Erregbarkeit der vertikalen Bogengänge bei ungestörter Funktion der horizontalen beschrieben. Mit größter Wahrscheinlichkeit handelt es sich hier aber um ein Zeichen allgemeiner Hirndrucksteigerung, nicht um ein eigentliches Kleinhirnsymptom (Eagleton[6], Kopetzky und Almour[7]).

So ist heute ein klares Bild über die Beeinflussung des spontanen und experimentell vestibulären Nystagmus durch das Kleinhirn noch nicht zu gewinnen.

Ruttin[8] nimmt auf Grund der beobachteten Übererregbarkeit eine vom Kleinhirn ausgehende Hemmung des Nystagmus an. Doch ist, wie wir eben gesehen haben, in den klinischen Beobachtungen dieser Befund relativ selten und ein auch bei allgemeiner Hirndrucksteigerung bekanntes Symptom, so daß es uns nicht berechtigt erscheint, daraus auf eine Hemmung des Kleinhirns zu

[1] Grahe: Z. Laryng. usw. **17**, 99 (1928).
[2] Neumann: Der otitische Kleinhirnabsceß. Wien 1907.
[3] Brunner: Zitiert auf S. 424.
[4] Kompanejetz: Mschr. Ohrenheilk. **57**, 1022 (1923).
[5] Wishart: J. Laryng. a. Otol. **38**, 109 (1923).
[6] Eagleton: The Laryngoscope **33**, 483 (1923).
[7] Kopetzky u. Almour: The Laryngoscope **34**, 243 (1924).
[8] Ruttin: Dtsch. otol. Ges. **1914**, 93.

schließen. Auch Démétriades und Spiegel[1] nehmen auf Grund ihrer Tierexperimente einen hemmenden Einfluß der Kleinhirnrinde auf den Nystagmus an.

Im Gegensatz zu diesen Autoren nimmt Brunner[2] einen erregenden Einfluß der lateralen Kleinhirnhemisphärenteile auf die Labyrinthkerne beider Seiten an, weil bei den Fällen operativer Kleinhirnabtragung eine Untererregbarkeit für Nystagmus beobachtet sei. Wir haben aber schon oben hervorgehoben, daß diese Herabsetzung der Erregbarkeit durchaus nicht stets vorhanden war, besonders auch nicht bei dem von Brunner und Bénesi[3] selbst mitgeteilten Falle von ausgedehnter Erweichung der Kleinhirnrinde. Dies muß man aber bei Schlüssen aus einem negativen Symptom wenigstens für einen bestimmten Zeitpunkt nach der Störung unbedingt fordern.

Spitzer[4] nimmt an, daß das Kleinhirn für gleichmäßige Verteilung der Energie auf beide Körperseiten sorgt (Eudichonomie). Jede Kleinhirnhälfte ist mit dem gleichseitigen Labyrinthe vom Nucleus globosus emboliformis aus mittels des Tractus entoconjunctivalis, mit dem gegenseitigen Labyrinthe vom Nucleus tecti aus durch den Tractus uncinnatus verbunden. Wenn ein Kleinhirnabsceß medial vordringend den Tractus uncinnatus (vom Dachkern der kranken zum Labyrinthkern der gesunden Seite) zerstört, dann tritt cerebellare Übererregung der Labyrinthkerne der kranken Seite und damit Nystagmus zur kranken Seite ein. So kommt auch die Übererregbarkeit des gleichseitigen Labyrinthes bei Kleinhirnläsionen zustande, die spontanen Labyrinthsymptome nach einseitiger Kleinhirnausschaltung, die Herabsetzung der Erregbarkeit des gegenseitigen Labyrinthes bei einseitiger Ausschaltung.

Auch wir möchten bei der Beeinflussung der experimentellen vestibularen Reaktionen mehr die ausgleichende Funktion des Kleinhirns in den Vordergrund stellen, wie es ähnlich auch Stenvers[5] ausgesprochen hat. Denn wir haben schon hervorgehoben, daß uns bei unseren Beobachtungen vielmehr die Ungleichheit der verschiedenen Vestibularreaktionen, besonders wenn man die Gesamtheit der Reaktionen überblickt, aufgefallen ist, als etwa eine eindeutige Über- oder Untererregbarkeit. Die Annahme bestimmter Bahnen, wie es Spitzer tut, erscheint uns aber heute noch rein hypothetisch.

4. Die tonischen Körperreaktionen.

Noch recht wenig sicher sind die Zusammenhänge der tonischen Körperreaktionen, des Vorbeizeigens und der Fallreaktion mit dem Kleinhirn, trotzdem gerade über das Verhalten des Kleinhirns zur Muskelinnervation von physiologischer Seite eine ungeheure Fülle von Beobachtungen und Experimenten vorliegen. Es würde den Rahmen dieser Darstellung überschreiten, wollten wir auch nur entfernt eine Übersicht über diese Fragen geben. Es sei dieserhalb auf die zusammenfassenden Darstellungen von Dusser de Barenne[6] und Karplus[7] im Handbuch der Neurologie des Ohres von Alexander-Marburg verwiesen.

Hier sei nur daran erinnert, daß tierphysiologisch feststeht, daß das Kleinhirn die homolaterale Muskelinnervation beeinflußt (Luciani[8]). Entsprechend den anatomischen Untersuchungen Bolks[9] hat Rijnberk eine Lokalisation der Muskelgruppen im Kleinhirn

[1] Démétriades u. Spiegel: Zitiert auf S. 426.
[2] Brunner: Zitiert auf S. 424.
[3] Brunner u. Bénesi: Mschr. Ohrenheilk. **55**, 9 (1921).
[4] Spitzer: Arb. neur. Inst. Wien **25**, 423 (1924).
[5] Stenvers: Zitiert auf S. 425.
[6] Dusser de Barenne: Zitiert auf S. 421.
[7] Karplus: Physiologie des Kleinhirns. Handb. d. Neurol. d. Ohres von Alexander-Marburg **1**, 673. Berlin-Wien 1924.
[8] Luciani: Erg. Physiol. **2 II**, 260 (1904).
[9] Bolk: Das Cerebellum der Säugetiere. Jena: Fischer 1906.

aufzustellen, besonders aber ROTHMANN an Hunden und weniger deutlich an Affen, ähnlich auch THOMAS-DURUPT differenzierte Zusammenhänge zwischen Kleinhirn und Muskeltätigkeit aufzuzeigen versucht. Nach ihnen findet im Wurm des Kleinhirns eine synergische Zusammenfassung der Rumpf- und Extremitätenmuskulatur zu statischen Funktionen statt, während die Hemisphären eine isolierte Regulierung der Stellung der einzelnen Körperabschnitte, vor allem der Extremitäten vermitteln (vgl. DUSSER DE BARENNE). Beeinflussung der tonischen Reaktionen im Tierexperiment haben auch SIMONELLI und GIORGIO[1] beschrieben.

Nachdem beim Menschen BABINSKI[2], OPPENHEIM[2] u. a. wesentliche Beiträge zur Kleinhirnsymptomatologie geliefert hatten, gab BÁRÁNY[3] der Forschung eine neue Richtung, indem er seine labyrinthphysiologischen Untersuchungen auf das Kleinhirn anwandte.

Auf Grund von direkten Abkühlungsversuchen der Kleinhirnrinde und klinischen Beobachtungen kam er zu der Anschauung, daß der vestibulare Reflexbogen über das Kleinhirn verlaufe. Er nahm in der Kleinhirnhemisphärenrinde Richtungszentren für die einzelnen Bewegungen der Extremitäten nach rechts, links, oben und unten an, die vom Vestibularapparat aus gesetzmäßig erregt werden können. Analoge Zentren verlegte er für die Fallbewegung in den Wurm. Bei Ausfall eines Zentrums (z. B. des Einwärtszentrums des rechten Schultergelenkes) sollte in diesem Gelenke die entsprechende Bewegungsrichtung (Vorbeizeigen mit dem rechten Arm nach innen) durch vestibulare Reaktionen nicht auslösbar sein und spontan — infolge Überwiegens des entgegengesetzten Zentrums — Abweichen nach der entgegengesetzten Richtung (also Vorbeizeigen mit dem rechten Arm nach außen) bestehen. Diese Zentren BÁRÁNYS decken sich nicht mit den tierphysiologisch festgestellten Befunden.

Die mehrfach erwähnten Beobachtungen von Kleinhirndefekten aber lassen die BÁRÁNYsche Theorie in dieser Form nicht haltbar erscheinen: der eigentliche vestibulare Reflexbogen geht *nicht* über das Kleinhirn. Auch die Zentrentheorie ist mit dem Auftreten von Reaktionsbewegungen nach Abtragung der entsprechenden Kleinhirnteile nicht vereinbar.

a) Zeigestörung.

Andererseits aber ist eine Beeinflussung der Körperreaktionen durch das Kleinhirn sicher vorhanden. Die BÁRÁNYschen Abkühlungsversuche (Chloräthylabkühlung durch die Dura in der von TRENDELENBURG angegebenen Weise) sind teilweise mehrfach bestätigt worden (HOLMGREN[4], SCHMIEGELOW[5], SZÁSZ[6]). Auch wir haben bei einem Kleinhirnoperierten mit Prof. GOLDSTEIN auf kalorische und galvanische Reize ähnliche Zeigeveränderungen gefunden. Aber abgesehen davon, daß von anderen Autoren nicht übereinstimmende Reaktionen beschrieben sind (z. B. ANDRÉ-THOMAS[7], BERGGREN[8], SVEN INGVAR[9]), hat auch BÁRÁNY[10] selbst solche Beobachtungen später gemacht. Dazu kommt, daß durch Abkühlung, teilweise auch durch Erwärmung und galvanische Reizung anderer Hirnteile (Schläfenlappen, Stirnhirn) Vorbeizeigeänderungen beschrieben sind.

---

[1] SIMONELLI u. GIORGIO: Arch. di Biol. **75**, 91 (1925). Ref. Zbl. Hals- usw. Heilk. **9**, 508 (1927').

[2] BABINSKI S. OPPENHEIM: Lehrbuch der Nervenkrankheiten, 6. Aufl. Berlin: Karger 1923.

[3] BÁRÁNY: Physiologie und Pathologie des Bogengangsapparates beim Menschen. Wien: Deuticke 1907 — Wien. med. Wschr. **1911**, Nr 34 — Wien. klin. Wschr. **1912**, 2033 — Dtsch. med. Wschr. **1913**, 637 - Mschr. Ohrenheilk. **45** (1911). — BÁRÁNY u. WITTMAACK: Verh. dtsch. otol. Ges. **1911**.

[4] HOLMGREN, zitiert nach BÁRÁNY: Otol. Sektion Stockholm, Mai 1919. Ref. Zbl. Hals- usw. Heilk. **2**, 391 (1923).

[5] SCHMIEGELOW: Acta oto-laryng. (Stockh.) **4**, 134 (1922) — Bibl. Laeg. (dän.) **114**, 321 (1922). Ref. Zbl. Hals- usw. Heilk. **3**, 45 (1923).

[6] SZÁSZ: Budapester kgl. Ärzteverein, otol. Sektion, 21. III. 1919. Ref. Zbl. Ohrenheilk. **19**, 196 (1921).

[7] ANDRÉ-THOMAS, zitiert nach DUSSER DE BARENNE: S. 421.

[8] BERGGREN, zitiert nach DUSSER DE BARENNE: S. 421.

[9] SVEN INGVER, zitiert nach DUSSER DE BARENNE: S. 421.

[10] BÁRÁNY: Otol. Sektion Stockholm, Mai 1919. Ref. Zbl. Hals- usw. Heilk. **2**, 391 (1923).

Die klinischen Beobachtungen des Schrifttumes ergeben kein einheitliches Bild. Während die einen Autoren (vgl. z. B. die Zusammenstellung bei Grahe[1]) dem Vorbeizeigen eine diagnostische Bedeutung beimessen, lehnen andere sie völlig ab.

Bei den Kleinhirnabscessen, soweit solche für unsere Fragestellung in Betracht kommen, — denn die oft dabei vorhandene periphere Labyrinthveränderung kann störend einwirken — ist Vorbeizeigen oft vorhanden, sehr häufig fehlt es aber auch (Beck[2], Beyer und Lewandowsky[3], Neumann[4], Eisinger[5] u. a.). Verschiedentlich trat es erst nach Eröffnung des Abscesses auf (Eisinger [4 Fälle], Dusser de Barenne), so daß es nach Eisinger als diagnostisches Kriterium nur in ca. 20% der Fälle zu verwerten ist.

Betonen möchten wir allerdings, daß die Angaben des Schrifttums unter Umständen mit Vorsicht zu bewerten sind, da die Art der Zeigeprüfung bei der Frage nach dem Fehlen des Symptomes, die ja an sich schon mit besonderer Vorsicht zu stellen ist, für den Ausfall so ungeheuer wichtig ist.

Aber wir selbst haben einen Kranken beobachtet, der trotz genauester Prüfung besonders auch des Vorbeizeigens keine Störungen aufwies, dann plötzlich deutliche Kleinhirnsymptome, unter diesen auch Vorbeizeigen, bekam und bei der sofort erfolgten Operation einen ausgedehnten Kleinhirnabsceß zeigte. Dieser Absceß mußte schon längere Zeit bestanden haben, ohne daß Vorbeizeigen, auch mit unserer empfindlichen Modifikation, nachweisbar war.

Die Befunde bei Kleinhirntumoren führen erst recht zu keinem einheitlichen Resultate.

So veröffentlichten Marburg und Ranzi[6] 11 Fälle von Kleinhirntumoren, bei denen die Zeigereaktion zu einer unrichtigen Diagnose geführt hatte. In der Tumorzusammenstellung von Fischer[7] versagte die Reaktion in 75%, bei Brunner[8] in 66%, so daß Marburg[9] das Symptom für die Tumordiagnose als unwesentlich ansieht.

Auch in unseren verifizierten Tumorfällen sahen wir bei zwei Hemisphärencysten einmal ausgesprochenes spontanes Vorbeizeigen nach der kranken Seite in vertikaler, horizontaler und frontaler Richtung, bei dem zweiten Falle, einer zweikammerigen Cyste mit kleinem Tumor an der unteren Fläche des rechten Kleinhirns war Vorbeizeigen einmal mit der linken Hand nach links vorhanden, später fehlte es, dann trat es mit der rechten Hand nach rechts auf, dann wieder mit beiden Händen nach links. Eine nach dem Kleinhirnbrückenwinkel zu gehende Cyste wies Vorbeizeigen nach der kranken Seite in den drei Richtungen des Raumes auf; ein vom Brachium conjunctivum ausgehender Tumor zeigte nur anfangs nach der kranken Seite, später immer wieder sehr ausgesprochen nach der gesunden Seite vorbei. Bei drei Wurmtumoren war einmal kein Vorbeizeigen, einmal solches nach der Seite vorhanden, nach welcher der Tumor besonders gedrückt hatte, im dritten Falle war das Vorbeizeigen angedeutet nach der weniger befallenen Kleinhirnseite hin gerichtet.

Versuchen wir aus diesen klinischen Beschreibungen eine Deutung der physiologischen Einflüsse des Kleinhirnes auf den Tonus der Extremitäten, so müssen wir die Tumorfälle als ungeeignet ausschalten. Denn hier spielen Drucksteigerungen nicht nur allgemeiner, sondern auch lokaler Art eine so unberechenbare und wechselnde Rolle, daß der regellose Ausfall der Zeigestörungen diese häufig als topisch-diagnostisches Hilfsmittel sehr wenig brauchbar erscheinen läßt (Fischer, Marburg) und keine Rückschlüsse auf die physiologische Bedeutung gestattet.

---

[1] Grahe: Zbl. Hals- usw. Heilk. **5**, 289 (1924).
[2] Beck, O.: Diskussion in Ges. dtsch. Hals-Nasen-Ohren-Ärzte **1921**, 321.
[3] Beyer u. Lewandowsky: Z. Neur. **19** (1913).
[4] Neumann: Zitiert auf S. 427.
[5] Eisinger: Mschr. Ohrenheilk. **57**, 924 (1923).
[6] Marburg u. Ranzi: Arch. klin. Chir. **11**, 96 (1921).
[7] Fischer, J.: Mschr. Ohrenheilk. **55**, 56 (1921) und **57**, 138 (1923).
[8] Brunner: Zitiert auf S. 421. [9] Marburg: Zitiert auf S. 421.

Bei den übrigen klinischen Beobachtungen, zu denen außer den angeführten noch eine große Zahl von Einzelbeobachtungen des Schrifttumes kommen (vgl. z. B. GRAHE[1]), sehen wir mehr oder weniger deutlich einen Zusammenhang zwischen Kleinhirnhemisphärenstörungen und Vorbeizeigen.

Unsere eigene Erfahrung an einem großen klinischen Materiale sprechen in demselben Sinne.

Zwar haben auch wir Fehlen des Vorbeizeigens erlebt, wie der oben angeführte Fall beweist, aber in einem so hohen Prozentsatz, wie es teilweise im Schrifttume angegeben wird, nicht. Besonders entsinnen wir uns nicht, eine sichere einseitige Kleinhirnerkrankung gesehen zu haben, die dauernd zur gesunden Seite vorbeigezeigt hätte.

Sehr wichtig scheint uns dabei, wie wir schon erwähnten, die Art der Zeigeprüfung, die bei unserer Modifikation auch geringe Abweichungen zu erkennen gestattet, und die mehrfache Untersuchung. Denn nur bei unverändertem Befunde sind wir berechtigt, bestimmte Symptome als Lokalsymptome aufzufassen.

Auch scheint es uns verfehlt, nur das spontane Vorbeizeigen heranziehen zu wollen. Wir pflegen stets das experimentelle Vorbeizeigen quantitativ abzuschätzen — ebenso wie die Fallreaktion — und haben dann bei Kleinhirnerkrankungen immer mehr oder weniger deutlich stärkeres Abweichen nach der kranken Seite gesehen, oft bei kalorischer und rotatorischer Erregung, oft auch nur bei einer Erregungsart.

Nach unseren Erfahrungen besteht deshalb ein Zusammenhang zwischen Zeigereaktion und Kleinhirn insofern, als bei einseitiger Kleinhirnstörung die Tendenz besteht, zur kranken Seite vorbeizuzeigen.

Aus dieser Tatsache, besonders aber weil Vorbeizeigen nach innen eigentlich nie beobachtet sei, hat GOLDSTEIN[2] eine andere Theorie über die Kleinhirnfunktion abgeleitet: er meint, daß eine Tendenz bestehe, mit den Armen nach außen unten und von sich weg auszufahren und daß diese Tendenz unter normalen Verhältnissen vom Kleinhirn gehemmt würde. Bei Kleinhirnerkrankung falle diese Hemmung fort, und es trete Vorbeizeigen auf der kranken Seite nach außen, unten, von sich weg auf. Wenn auch das mehrfach beobachtete Vorbeizeigen nach innen durch Annahme eines Reizzustandes des Kleinhirnes erklärt werden könnte, so scheint uns mit der GOLDSTEINschen Theorie nicht vereinbar, daß das Vorbeizeigen beim Kleinhirnkranken keinesfalls nur auf die Extremitäten der kranken Seite beschränkt ist, sondern es sich nach unseren Erfahrungen stets um eine Richtungstendenz handelt, die in Außenstellung besonders Vorbeizeigen mit dem Arme der gesunden Seite nach innen, in Innenstellung solches mit dem Arme der kranken Seite nach außen bewirkt, ein Punkt, auf den auch schon SZÁSZ[3] hingewiesen hat (vgl. auch die neuere Arbeit von GOLDSTEIN[4] über den „ausgezeichneten Bereich" bei der Zeigeprüfung).

Von den übrigen Armreaktionen sei nur erwähnt, daß HELLMANN[5] auf Grund einer Beobachtung die Arm-Tonus-Reaktion besonders mit dem Kleinhirne in Verbindung bringt. Wir können diese Beobachtung im großen und ganzen bestätigen, vermögen aber nicht nähere Angaben über die Art der Auslösung zu machen.

b) Fall und Gangstörung.

Die statischen Störungen im engeren Sinne — das Schwanken, der unsichere Gang, die Fallneigung sind eines der hervorstechendsten Symptome bei Klein-

[1] GRAHE: Zbl. Hals- usw. Heilk. **5**, 289 (1924).
[2] GOLDSTEIN: Klin. Wschr. **3**, 1255 (1924). [3] SZÁSZ: Zitiert auf S. 429.
[4] GOLDSTEIN: Der Nervenarzt **2**, 449 (1929).
[5] HELLMANN: Klin. Wschr. **3**, 132 (1924).

hirnerkrankungen. Sie sind durch die Inkoordination der Bewegungen, die Ataxie, bedingt. Dieser Begriff ist durch Babinski[1] (Asynergie, Hypermetrie), Luciani[2] (Dysmetrie, Atonie, Asthenie), André-Thomas[3] (Anisotonie, Anisosthenie) u. a. feiner analysiert worden, worauf an dieser Stelle nicht weiter eingegangen werden kann.

Für uns ist von Interesse, ob in diesen Begriffen auch vestibulare Komponenten enthalten sind und ob die vestibularen Fallreaktionen durch Kleinhirnerkrankungen beeinflußt werden.

Dabei müssen wir uns vor Augen halten, daß die vestibulare Fallreaktion selbst ein noch recht unklarer Begriff ist. Gewöhnlich wird Fallreaktion gleichgesetzt mit Kopf-Körper-Neigung — es braucht nicht zum richtigen Umfallen zu kommen. Infolgedessen scheint uns eine von Bárány[4] aufgestellte Unterscheidung zwischen Körperneigung und Fallreaktion nicht eine prinzipielle, sondern nur quantitative Verschiedenheit aufzudecken.

Er fand bei Erzeugung eines rotatorischen Nystagmus durch Drehung in Horizontallage, daß „Fallreaktion" nur auftrat, wenn zu der „Körperneigung" noch ein Vorbeizeigen der Beine, mit anderen Worten: eine Beckenbeteiligung hinzukam.

Haben uns doch die Erfahrungen der letzten Jahre gezeigt, daß die vestibularen Reaktionen den ganzen Körper betreffen und daß die Differenzierung von Vorbeizeigen, Arm-Tonus-Reaktion, Fall, Kopfneigung usw. nur durch die Empfindlichkeit und Art der Untersuchungsmethodik bedingte Unterscheidungen sind.

Anders ist es mit der Unterscheidung der „Fallreaktion" und des „vestibularen Umfallens" von Wodak und Fischer. Wir stimmen den Autoren völlig bei, daß die Fallreaktion nach der Drehung eine Folge der Drehempfindung ist, während das vestibulare Umfallen eine labyrinthäre Muskelreaktion darstellt (vgl. Bd. 11, S. 951).

α) *Fallreaktion.*

Wie schon erwähnt, nahm Bárány[5] seinerzeit in Analogie zu den Zentren für die Bewegungsrichtungen der Extremitäten solche für die Fallreaktion nach vorn, unten, rechts und links im Wurme an. Bárány selbst ist allerdings später auf diese Hypothese nicht weiter zurückgekommen.

Es erscheint zweckmäßig, so wie auch Brunner, Marburg u. a. tun, die Seitenfallneigung von derjenigen nach vorn und hinten zu trennen.

Was die *Seitenfallreaktion* anlangt, so haben wir sie bei Abscessen und Tumoren, soweit sie prüfbar war, stets nach der Seite des Vorbeizeigens gefunden oder ebenso wie das Vorbeizeigen wechselnd in der Richtung. Auch bei experimenteller Auslösung, auf die wir allerdings in den letzten Jahren immer weniger Wert gelegt haben, ging die Stärke stets der spontanen Fallreaktion parallel.

Nur Gangabweichung bei normalem Zeigen und Fallneigung nach der Drehung nur nach einer Seite haben wir bei einem Wurmtumor beobachtet. Jedoch war Gangabweichung und Fallneigung zur gesunden Seite gerichtet.

Stewart und Holmes[6], Lewandowsky[7] u. a. sahen Fallneigung zur kranken Seite.

---

[1] Babibnski, vgl. Dusser de Barenne: Zitiert auf S. 421.
[2] Luciani, vgl. Dusser de Barenne: Zitiert auf S. 421.
[3] André-Thomas, vgl. Dusser de Barenne: Zitiert auf S. 421.
[4] Bárány: Acta oto-laryng. (Stockh.) **4**, 73 (1922).
[5] Bárány: Handb. d. Neurol. von Lewandowsky **3** (1912).
[6] Stewart u. Holmes: Brain **27**, 522 (1904).
[7] Lewandowsky: Die Funktionen des Nervensystems. Jena: Fischer 1907.

BRUNNER stellte in 10 Fällen von Hemisphärentumoren 6mal typisches Fallen fest. In seinem Falle von operativer Abtragung großer Kleinhirnrindenteile war kalorisch und rotatorisch, allerdings im einzelnen wechselnd, Fallreaktion abhängig von der Kopfstellung vorhanden.

Das cerebellare Fallen unterscheidet sich von dem labyrinthären dadurch, daß das labyrinthäre sich mit der Kopfstellung ändert (BÁRÁNY), das cerebellare hingegen nicht.

Es erscheint uns deshalb nicht zwingend, daß Seitenfall bei Cerebellarerkrankung stets labyrinthär bedingt sein soll, wie MARBURG und BRUNNER annehmen. Jedoch steht er zweifellos mit der Extremitätenabweichung bei Hemisphärenerkrankung im Zusammenhange.

Die *Falltendenz nach vorn und hinten* wird von THOMAS und DURUPT[1], ebenso von FREMEL und SCHILDER[2] gar nicht mit besonderen Fallreaktionen in Verbindung gebracht, sondern — besonders der Fall nach hinten — als Folge der asynergie cérébelleuse aufgefaßt.

NOTHNAGEL[3] hat als erster das Fallen in der Sagittalebene mit Tumoren des Kleinhirnwurms in Zusammenhang gebracht; SVEN INGVAR[4] gibt an, daß das Umkippen nach vorn vom Lobus anterior, dasjenige nach hinten vom Lobus posterior verhindert werde.

FREMEL und SCHILDER nehmen bei Wurmtumoren spontane Fallreaktion, aber Fehlen reaktiven Fallens an, eine Annahme, die schon von GÜTTICH[5] und MARBURG widerlegt wurde.

BRUNNER (dort frühere Literatur) hat auf Grund seiner Zusammenstellung versucht, die Funktionen des Ober- und Unterwurms zu gliedern, und schließt, daß eine bestimmte Fallrichtung bei diesen Tumoren nicht erkennbar sei, daß aber quantitativ die Fallreaktionen von den Hemisphären und dem Oberwurm gefördert würden, so daß bei Ausschaltung dieser Teile Hemmung der Fallreaktion eintrete.

Wir möchten aber das mehrfache Fehlen kalorischer Fallreaktion bei unveränderter rotatorischer nicht mit BRUNNER als Fallhemmung auffassen, da in diesem Falle auch rotatorisch analoge Störungen — wenn auch nicht Ausfall — hätten vorhanden sein müssen. Vielmehr scheint uns dieser Befund im Sinne der Inkongruenz der einzelnen Reaktionen zu sprechen.

Bei unseren Fällen, unter denen sich zwei Wurmtumoren befanden, fiel der eine, bei welchem der Tumor Nodulus und Uvula und die rechte Medulla oblongata befallen hatte, nach rechts vorn; er würde also mit der INGVARschen Angabe, daß bei Schädigung der hinteren Wurmteile Fall nach vorn auftritt, zusammenstimmen, ebenso in bezug auf die Seitentendenz mit den eben gemachten Darlegungen.

Der zweite Fall, bei dem ein haselnußgroßer Tumor der mittleren Wurmteile bestand, der sich kleinapfelgroß nach der linken Hemisphäre ausdehnte, hatte Gangabweichung nach rechts und fiel nach der Drehung nur nach rechts.

Ein dritter Kranker mit multipler Sklerose und einer Cyste der Mittellinie fiel spontan nach hinten. Die Fallreaktionen konnten bei ihm nicht geprüft werden.

Ausgesprochene Falltendenz nach vorn oder hinten kommt bei unseren Hemisphärenfällen nur einmal vor, wo ein cystischer Tumor der rechten Hemisphäre spontan nach rechts hinten fiel. JUARROS[6] fand bei einem Kranken mit kleinem Hemisphärentumor Unmöglichkeit, sich aufzurichten.

Im Gegensatz dazu konnten wir bei einem Kranken, der gar nicht stehen und gehen konnte, operativ keine Wurmerkrankung feststellen; andererseits fanden wir bei einem Stirnhirntumor erst vor kurzem starke Fallneigung nach hinten.

[1] THOMAS u. DURUPT, zitiert nach MARBURG auf S. 411.
[2] FREMEL u. SCHILDER: Wien. klin. Wschr. **1920**, 47.
[3] NOTHNAGEL, zitiert nach DUSSER DE BARENNE auf S. 421.
[4] SVEN INGVAR, zitiert nach MARBURG auf S. 411.
[5] GÜTTICH: Z. Hals- usw. Heilk. **3**, 149 (1922).
[6] JUARROS: Siglo méd. **75**, 396 (1925). Ref. Zbl. Hals- usw. Heilk. **8**, 491 (1926).

Unsere Beobachtungen decken sich demnach mit den im Schrifttum niedergelegten, daß auf eine strenge Beziehung von Falltendenz und Kleinhirnwurm nicht geschlossen werden kann.

Besteht eine ausgesprochene Falltendenz, so pflegt diese durch vestibulare Erregung nicht überwunden werden zu können.

Es läßt sich nicht entscheiden, ob solche Falltendenz im Einzelfalle mit dem Vestibularapparate im Zusammenhange steht. So wie Marburg und Brunner möchten wir aber die Möglichkeit nicht ablehnen. Kennen wir doch bei doppelseitigem Labyrinthverluste Störungen gerade in der Vertikalempfindung bei Bewegungen in der Sagittalebene und konnte Wodak[1] bei kalorischer Doppelspülung Pro- und Retropulsionsreflexe hervorrufen.

β) Gangabweichung.

Wenn schon die Fallreaktion von Großhirneinflüssen stark beeinflußt wird, so gilt das noch mehr von der Gangabweichung. Daher sind die Resultate bei ihrer Prüfung noch mehr verschieden.

Charakteristisch für Kleinhirnerkrankung ist der taumelige Gang, die marche d'ivresse Duchennes. Hierbei handelt es sich zweifellos um Erscheinungen der asynergie cérébelleuse. Häufig sieht man allerdings doch die Bevorzugung einer gewissen Gangabweichung.

Diese erfolgt nach unseren Erfahrungen fast stets in der Richtung der Fallneigung. Jedoch erfolgt besonders beim Vorwärtsgehen infolge mehr oder weniger bewußter Kompensation manchmal die Gangabweichung nach der entgegengesetzten Seite. Manchmal läßt sich beim Rückwärtsgehen die ursprüngliche Gangabweichung erkennen.

Sehr unbestimmt sind die Resultate bei den Tumoren:

Bei unseren Fällen wurde 3mal auf Gangstörung untersucht. In einem fielen drei verschiedene Untersuchungen verschieden aus (Cyste der linken Hemisphäre), im zweiten Falle trat beim Vorwärtsgehen Abweichung nach rechts, beim Rückwärtsgehen nach links auf (Tumor der Unterfläche der rechten Hemisphäre). Im dritten Falle, dem Wurmtumor mit starker Beteiligung der linken Hemisphäre, wich der Kranke nach rechts ab.

Diese Erfahrungen stimmen mit denen der Statistik Brunners überein, der bei Hemisphärentumoren zweimal Abweichen zur kranken, einmal zur gesunden, bei einem Wurmtumor mit Hemisphärenbeteiligung Abweichen zur gesunden Seite notierte.

5. Lagereaktionen.

Da bei der Prüfung der statischen Funktionen die Großhirneinflüsse unberechenbar sind, erscheint die Lageprüfung auf unserem Lagetische[2] um so wichtiger, da bei ihr solche Einwirkungen nur in geringem Grade möglich sind und gegebenenfalls sehr leicht erkannt werden können.

Bei unseren Untersuchungen haben wir bei einseitigen Kleinhirnschädigungen fast stets Störungen der *Vertikalempfindung* in dem Sinne beobachtet, daß der Patient glaubt, bei leichter Neigung zur kranken Seite — es handelt sich meist nur um wenige Grade — geradezustehen.

Besonders aber haben wir — zum Unterschiede gegen einseitige Labyrinthstörungen — mehrfach große Unsicherheit in der Vertikalempfindung bei Drehung in der Sagittalebene gefunden, die uns in gewissem Grade charakteristisch für Kleinhirnstörungen zu sein scheint.

Auch unter normalen Verhältnissen sind die Angaben bei dieser Prüfung nicht sehr genau, wie wir schon Bd 11 S. 958 angeführt haben; aber bei den in Betracht kommenden Kleinhirnfällen ist die Unsicherheit sehr eindrucksvoll.

---

[1] Wodak: Münch. med. Wschr. **1922**, 193.
[2] Grahe: Z. Hals- usw. Heilk. **18**, 411 (1927).

So vermochte eine Kranke gar nicht anzugeben, wie sie stand; bei anderen fanden wir Angaben über Geradestehen bei einer Rückneigung über 20°, zu gleicher Zeit aber auch bei Neigung um 10° und mehr nach vorne.

Auch bei einem Tumor haben wir diese Beobachtung gemacht. Bei diesem, der Cyste an der Unterseite der rechten Kleinhirnhemisphäre, ergab die erste Prüfung das Gefühl geradezustehen von −35° bis −15° (Rückneigung). Dann wieder gab der Kranke an, bei +15° (Vorneigung) geradezustehen, bei −15° nach vorne sich zu neigen, bei −33° nach hinten zu stehen. Bei einer zweiten Prüfung war Vertikalempfindung von −40° bis −10° in der Sagittalebene vorhanden. In der Frontalebene glaubte der Patient bei +5° bis +10° (also bei Rechtsneigung) geradezustehen. Spontan wurde der Kopf nach rechts gedreht gehalten. Der Kopfstellreflex wurde von uns damals noch nicht geprüft.

Allerdings können die erwähnten Symptome auch fehlen. So fanden wir bei dem schon mehrfach erwähnten Falle von multipler Sklerose mit Cyste der Mittellinie keine Lagestörung.

Der *Kopfstellreflex* ist stets bei Neigung zur kranken Seite weniger ausgesprochen, d. h. der Kopf wird weniger aufgerichtet als bei Neigung zur gesunden Seite.

Spontan wird der Kopf zur kranken Seite geneigt und gedreht gehalten.

Diese *Neigung des Kopfes* zur kranken Seite entspricht Beobachtungen, die schon Batten[1] und neuerdings Klein[2] bei einem Tuberkel der Kleinhirntonsille gemacht haben. Jedoch beschrieben diese Autoren neben der Neigung zur kranken Seite, im Gegensatze zu unseren Beobachtungen auf dem Lagetische, eine Drehung zur gesunden Seite; dieselbe hat auch Lossen[3] in 5 Fällen beobachtet.

Diese Befunde erinnern an die *Körperdrehung* um die Längsachse, auf die in neuerer Zeit Gerstmann[4] hingewiesen hat, unter Anführung einzelner Beobachtungen von Zeller und Schultze, die Rotation nach der gesunden Seite sahen, Nalton, André-Thomas und Quensel, welche Körperrotation nach der kranken Seite beschrieben.

Auch abnorme *Kopfstellung nach hinten* ist bei Tumoren der Mittellinie von Stewart und Holmes mitgeteilt; im Gegensatze dazu stärkere nach vorne von Kluge[5]. Besonders hat Stenvers[6] auf diese Haltungsanomalie aufmerksam gemacht und meint, daß infratentorielle Tumoren Kopfhaltung nach vorne verursachen, solche über dem Tentorium solche nach hinten. Er macht aber in erster Linie mechanische Verhältnisse für diese Haltungsabweichungen verantwortlich.

V. Schläfen- und Scheitellappen.

Sichere anatomische Bahnen des Vestibularis, die in die Parietal- und Temporallappen ziehen, sind nicht bekannt. Trotzdem finden wir auch bei Erkrankungen dieser Hirnteile Veränderungen in der Funktion der Vestibularapparate.

Es ist allerdings noch nicht immer möglich zu entscheiden, inwieweit hier Fernsymptome vorliegen und was wir als örtlich bedingte Störungen auffassen müssen.

1. Nystagmus.

Vereinzelt haben Autoren bei Schläfenlappenabscessen und -tumoren Nystagmus beschrieben:

---

[1] Batten: Brain **26**, 71 (1903). [2] Klein: Z. Neur. **92**, 496 (1924).
[3] Lossen, zitiert nach Gerstmann: Arch. f. Psychiatr. **76**, 635 (1926).
[4] Gerstmann: Arch. f. Psychiatr. **76**, 635 (1926).
[5] Kluge: Z. Neur. **73**, 606 (1921).
[6] Stenvers: Dtsch. Z. Nervenheilk. **89**, 77 (1926).

In den Fällen von Wagener[1], Lange[2], Ruttin[3], Henke[4], Döderlein[5], O. Beck[6], Brunner[7], Alcalay[8] handelte es sich um horizontalrotatorischen Nystagmus bei Hirnabscessen, die sich weit in den Occipitallappen erstreckten und dadurch erhöhten Druck auf den Hirnstamm ausübten.

Dasselbe gilt von dem Auftreten von Vertikalnystagmus, das E. Urbantschitsch[9] in zwei Fällen von Temporallappenabsceß und -carcinom beschreibt.

Denn im Gegensatz dazu verzeichnete Fremel[10] bei 22 otogenen Schläfenlappenabscessen keinen Nystagmus.

Wir selbst[11] haben 20 untersuchte Fälle von Schläfen- und Parietallappenerkrankungen ohne Beteiligung des peripheren Ohres (2 pathologisch bestätigte Tumoren, 15 alte Schußverletzungen, 4 klinische Tumoren) zusammengestellt und fanden bei diesen keinen oder wechselnden Nystagmus in der Hälfte der Fälle, solchen zur gesunden Seite in 30%, zur kranken Seite in 20%.

Bei der experimentellen Auslösung des vestibularen Nystagmus sahen wir in 80% entweder vollkommen gleichmäßige Erregbarkeit beider Seiten, sowohl bei rotatorischer wie kalorischer Erregung, oder Dissoziation des kalorischen und rotatorischen Erregungseffektes, die wir als allgemeines Hirnsymptom auffassen. Nur in je 10% war der Nystagmus zur kranken bzw. gesunden Seite stärker.

Aus alledem folgt, daß auch bei nichtotogenen Schläfen- und Scheitellappenerkrankungen ein charakteristischer Nystagmus nicht vorhanden ist. Von Eagleton[12] ist angegeben, daß bei Temporallappenerkrankungen oft *Verlust der raschen Komponente des Nystagmus* einträte. Wir können diese Beobachtung bis zu einem gewissen Grade bestätigen. Wir fanden nämlich beim Vergleiche beider Seiten in 9 Fällen einen Unterschied in der Frequenz des Nystagmus:

Bei 7 Fällen (35% der Gesamtzahl) war die zur herdkranken Seite gerichtete schnelle Komponente herabgesetzt, bei 2 Kranken (10%) diejenige zur gesunden Seite. Jedoch haben wir vollkommenen Ausfall der schnellen Komponente nicht gesehen.

Schon bei den Erkrankungen der Medulla oblongata und der hinteren Schädelgrube haben wir die gelegentlich auftretende vestibulare *Übererregbarkeit für Nystagmus* als Zeichen allgemeiner endokranieller Drucksteigerung (vgl. auch Seeland[13]) aufgefaßt. So ist auch bei Erkrankungen der mittleren Schädelgrube gelegentlich dieser Befund erhoben:

Ruttin[14] hat zwei solcher Fälle berichtet. Auch unter unseren Fällen sahen wir einmal rotatorisch Übererregbarkeit im Sinne einer übernormalen Dauer des Nachnystagmus nach 10maliger Drehung und einmal kalorisch sehr lebhaften Nystagmus, dessen Dauer aber nicht außerhalb der Norm lag.

Abgesehen von der Seltenheit des Befundes beweist der Umstand, daß in unseren Fällen die Übererregbarkeit jedesmal nur bei einer Erregungsform erkennbar war, daß es sich um ein wechselndes, lokalisatorisch nicht verwertbares Symptom handelt.

---

[1] Wagener: Berl. otol. Ges., 8. I. 1907. [2] Lange: Ebenda.
[3] Ruttin: Mschr. Ohrenheilk. **43**, 304 (1909).
[4] Henke: Arch. Ohrenheilk. **86**, 113 (1911).
[5] Döderlein: Z. Ohrenheilk. **77**, 14 (1918).
[6] Beck, O.: Österr. otol. Ges., April 1921.
[7] Brunner, zitiert nach Alcalay.
[8] Alcalay: Mschr. Ohrenheilk. **58**, 107 (1924).
[9] Urbantschitsch, E.: Österr. otol. Ges., Juni 1924. Ref. Zbl. Hals- usw. Heilk. **7**, 203 (1925) — Österr. otol. Ges., Februar 1926. Ref. Zbl. Hals- usw. Heilk. **9**, 345 (1927).
[10] Fremel, F.: Mschr. Ohrenheilk. **57**, 930 (1923).
[11] Grahe: Z. Hals- usw. Heilk. **24**, 498 (1929).
[12] Eagleton: Diskussionsbemerkung zu Wilson: The Laryngoscope **34**, 573 (1924).
[13] Seeland, C. M.: Passow-Schaefers Beitr. **19**, 1 (1922).
[14] Ruttin, E.: Österr. otol. Ges., April 1915. Ref. Mschr. Ohrenheilk. **49**, 383 (1915).

2. Die tonischen Körperreaktionen.

a) Vorbeizeigen.

Besonderes Interesse erwecken die tonischen Körperreaktionen, seitdem es WODAK[1] gelang, bei einem Abscesse des Gyrus supramarginalis links auf Vereisung der Dura Umschlag des spontanen nach der kranken Seite gerichteten *Vorbeizeigens* zur gesunden Seite, hingegen bei diathermischer Erwärmung Verstärkung des spontanen Vorbeizeigens zu erzeugen. Das durch Vereisung hervorgerufene Vorbeizeigen rechts konnte durch Kaltspülung links wieder paralysiert werden.

In Verbindung mit dieser experimentellen Beobachtung gewinnt eine Angabe von SCHWAB[2] an Bedeutung. Dieser spricht auf Grund von 7 Fällen als charakteristisch für Schläfenlappenerkrankung an:

1. Vorbeizeigen mit der herdgekreuzten Hand nach innen,
2. Fall exquisit nach hinten und herdgekreuzt,
3. normale Drehstuhl- und kalorische Reaktion.

Diese Angaben erinnern an Befunde von KARLEFORS[3], der stärkeres Vorbeizeigen nach innen, schwächeres nach außen bei 9 Fällen von Schläfenlappen-, Stirnhirn- und Schädelbasiserkrankung sah.

Wir[4] haben an unserem Materiale diese Frage einer Prüfung unterzogen und kamen zu folgenden Resultaten:

Wir fanden kein Vorbeizeigen in 80% der Fälle, wechselndes Vorbeizeigen bei verschiedenen Untersuchungen in 5%, zusammen also keine Störung in 85%. Kontralaterales Vorbeizeigen war in 2 Fällen (10%) vorhanden, homolaterales bei einem Kranken (5%).

Wir möchten aber auf eine Fehlerquelle aufmerksam machen, die vielleicht die abweichenden Befunde von SCHWAB erklärt. Wenn Ataxie vorhanden ist — und solche findet sich bei den in Frage stehenden Erkrankungen oft an dem herdkontralateralen Arme —, dann tritt leicht in geringer Außenstellung des Armes anscheinend Vorbeizeigen mit dem ataktischen Arme nach innen auf. Daß es sich hier aber nicht um wirkliches Vorbeizeigen nach innen handelt, kann man dadurch nachweisen, daß, in Innenstellung geprüft, derselbe Arm nach außen abweicht. Der Arm hat also die Neigung, in die bequemste Armstellung überzugehen.

Es erscheint die Möglichkeit dieses Irrtumes um so eher gegeben, als auch bei unseren Fällen von neurologischer Seite mehrfach Vorbeizeigen nach innen mit dem kontralateralen Arme angegeben war, das sich aber bei der eben genannten Prüfung als ataktische Störung erkennen ließ.

Vorbeizeigen nur mit einem Arme haben wir bei unserer Art der Zeigeprüfung nie gesehen; stets tritt Vorbeizeigen beiderseits auf, jedoch meistens verschieden stark mit jedem Arme oder bei schwacher Reaktion in Innenstellung nur mit dem einen Arme nach außen, in Außenstellung mit dem anderen nach innen. So kann bei ungünstigerer Auslösungsmöglichkeit, wie sie die BÁRÁNYsche Art der Prüfung darstellt, und bei Prüfung nur mit einem Arme Vorbeizeigen nur mit einem Arme eintreten.

Besonders wichtig erscheint uns, daß wir in unseren Fällen bei *experimenteller Auslösung des Vorbeizeigens* in 60% dieses — wir vergleichen stets schätzungsweise die Stärke des Abweichens eines jeden Armes — nach der herdkranken Seite stärker fanden als zur herdgesunden Seite. Diese Differenz war nur selten stark, meistens schwach, aber deutlich vorhanden. In 20% war das Vorbeizeigen

---

[1] WODAK, E.: Med. Klin. **1925**, Nr 45.
[2] SCHWAB, O.: Dtsch. Z. Nervenheilk. **84**, 38 (1925) — Arch. Ohrenheilk. **116**, 38 (1926).
[3] KARLEFORS, J.: Acta oto-laryng. (Stockh.) **4**, 157 (1922).
[4] GRAHE: Zitiert auf S. 436.

gleich oder wechselnd stark bei den verschiedenen Erregungsarten, in 20% zur gesunden Seite stärker.

b) Fallreaktion.

Was das spontane *Fallen* anlangt, so fanden wir keine Störung in 42% der Fälle, also noch nicht in der Hälfte.

In 37% war es zur gesunden Seite gerichtet, in 21% nach hinten (4 Fälle, davon 2 nur nach hinten, 2 nach hinten und herdkontralateral). Zur herdkranken Seite war Falltendenz nur in 10,5% vorhanden. In gewissem Sinne bestätigen diese Befunde die Angaben Schwabes.

Bei experimenteller Fallauslösung fand sich stärkere Neigung zur herdkontralateralen Seite in 44,3%, normale, d. h. beiderseits gleichstarke Fallreaktion in 33,3%, stärkere zur herdgleichen Seite nur in 22,3%, also auch hier kein Unterschied oder meist Falltendenz zur gesunden Seite.

Angefügt sei, daß wir bei galvanischer Prüfung, die in bezug auf die Fallreaktion bei 2 Kranken vorgenommen wurde, keinen Unterschied beider Seiten erkennen konnten. Baldenweck und Barré[1] haben das Verhalten von Schädelverletzten bei Quergalvanisation von einem Ohre zum anderen untersucht. Sie prüften Kopfneigungsreaktion und Nystagmus und geben an, bei Stirnhirnverletzungen Störungen der Neigungsreaktion, bei Hinterhauptverletzungen solche des Nystagmus, bei Scheitelverletzten Veränderungen der Neigungs- und Nystagmusreaktion beobachtet zu haben.

Gerstmann, Hoff und Schilder[2] sprechen auch Anfälle von *Körperdrehung* als charakteristisch für Herdläsionen des Scheitellappens (evtl. Stirnhirnes), des Kleinhirnes und der Kleinhirnarme an.

3. Lagereaktionen.

Auf das Verhalten der Lagereaktionen haben wir eine genügende Anzahl von Fällen noch nicht untersucht. Nach unserem bisherigen Eindrucke scheint im Gegensatze zur Kleinhirnerkrankung häufiger eine Divergenz der Vertikalempfindung und des Kopfstellreflexes (z. B. schlechtere Aufrichtung des Kopfes bei Linksneigung des Körpers, Verlagerung der Vertikalempfindung nach rechts) einzutreten.

Aus unserer Zusammenstellung ergibt sich, daß bei Schläfen- und Scheitellappenerkrankungen Störungen der tonischen Körperreaktionen bis zu einem gewissen Grade charakteristisch zu sein scheinen. Allerdings ist es noch nicht möglich anzugeben, welche Bahnen für diese Störungen in Betracht kommen.

VI. Stirnhirn.

1. Zeige- und Fallstörungen.

Bruns[3] hat als erster mit besonderem Nachdruck auf Gleichgewichtsstörungen bei Stirnhirnkranken hingewiesen (frontale Ataxie). Während Stiefler[4] bei Schußverletzungen des Stirnhirns keine *Störungen des Zeigens* fand, berichtete Udvarhelyi[5] über solche, die er durch Fortfall cerebraler Hemmungen in Analogie zu der bei Entfernung des Großhirnes auftretenden Enthirnungsstarre (Sherrington) erklärte.

---

[1] Baldenweck u. Barré: Arch. internat. Laryng. etc. **1**, 26 (1922).
[2] Gerstmann, Hoff u. Schilder: Arch. f. Psychiatr. **76**.
[3] Bruns, L.: Die Geschwülste des Nervensystems. Berlin: Karger 1908.
[4] Stiefler: Z. Neur. **1915**, Nr 29, 484.
[5] Udvarhelyi: Dtsch. Z. Nervenheilk. **63**, 179 (1919).

Besondere Bedeutung bekamen diese Beobachtungen, als es Szász und Podmaniczky[1], Blohmke und Reichmann[2], Max Mann[3], Albrecht[4] und Voss[5] gelang, durch Abkühlung des nur durch Haut bedeckten Stirnhirnes, Voss auch durch direkte Abkühlung der Dura über dem vorderen Stirnhirnpol Vorbeizeigen zu erzeugen. Alle diese Autoren beobachteten dabei Auftreten von Vorbeizeigen nach der Gegenseite, teilweise mit beiden oder auch nur mit einem Arme. Allerdings gelang das Experiment nur, wenn die Verletzung den vorderen Stirnhirnpol betraf, während weiter rückwärtige Lage derselben kein Vorbeizeigen auslösen ließ (Mann, Voss). Voss konnte auch durch Heißspülung derselben Stelle Vorbeizeigen zur gleichen Seite hervorrufen, ebenso durch Anodendauer solches zur Gegenseite, durch Kathodendauer zur gleichen Seite mit dem Arme der gesunden Seite. Charousek und Kubie[6] konnten durch Spülung einer Absceßhöhle im Bereiche der zweiten Frontalwindung kontralaterales Vorbeizeigen mit dem Arme der gesunden Seite erzeugen, während Ausstopfen der Absceßhöhle homolaterale Zeigestörung hervorrief.

Ein nicht übereinstimmendes Ergebnis zeigte ein Experiment von de Kleijn und Rademaker[7] (Blohmke).

Diese Autoren sahen bei einem Mädchen mit freiliegender Dura über dem rechten und teilweise auch linken Stirnhirn nach Abkühlung rechts Vorbeizeigen mit beiden Armen nach außen, stärker mit dem linken Arm. Bei Abkühlung links trat Vorbeizeigen mit beiden Armen nach innen auf. Lewandowsky und Kleist[8] haben überhaupt bei Erkrankungen und Verletzungen des Stirnhirns Vorbeizeigen nicht beobachtet.

Wir selbst haben außer den schon von Voss mitgeteilten Fällen bei einer Reihe von Verletzungen, operierten Abscessen und Tumoren des Stirnhirnes fast stets Vorbeizeigen und Fallneigung nach der Gegenseite beobachtet. Bei Abkühlung der kranken Stelle trat verstärktes Vorbeizeigen nach der Gegenseite, bei Erwärmung solches nach der gleichen Seite auf. Eine Ausnahme bildeten zwei Fälle, bei denen sowohl auf Abkühlung wie Erwärmung Vorbeizeigen nach der gleichen Seite eintrat. Unsere Beobachtungen decken sich demnach mit denen des Schrifttums.

Besonders beachtenswert erscheint ein Kranker, der eine etwa 10 Jahre zurückliegende Stirnverletzung aufwies und jetzt wegen Grippe mit starken Kopfschmerzen ins Krankenhaus eingeliefert war. Dieser zeigte deutlich nach der gesunden Seite vorbei, ebenso bestand spontane Fallneigung nach der gesunden Seite. Nach kurzem Anlegen eines Reagensglases auf die Narbe, in das kaltes Leitungswasser gefüllt war, setzte verstärktes Vorbeizeigen nach der gesunden Seite ein, bei Füllung des Reagensglases mit warmem Wasser deutliches Vorbeizeigen zur gleichen Seite. Als die Grippe abgeklungen war, war sowohl die spontane Vorbeizeigung und Fallneigung verschwunden als auch die Reaktionsbewegungen der Arme bei Erwärmung und Abkühlung der Narbe.

Diese Beobachtung zeigt, daß unter Umständen zur Auslösung der Reaktionen auch allgemeine Erregbarkeitsverhältnisse eine Rolle spielen, die wir im vorliegenden Falle als gesteigerte nervöse Erregbarkeit infolge der Hirngrippe annehmen.

Alle diese Erfahrungen lassen beim Menschen das Bestehen einer *fronto-pontino-cerebellaren Bahn* als gesichert erscheinen und die Anschauung von Bárány-Karlefors[9], welche die Zeigestörungen auf Fernwirkungen auf das Kleinhirn

---

[1] Szász u. Podmaniczky: Neur. Zbl. **1917**, Nr 21, 878.
[2] Blohmke u. Reichmann: Arch. Ohrenheilk. **101**, 80 (1917) — Zbl. Ohrenheilk. **16**, 42 (1910).
[3] Mann, M.: Passow-Schaefers Beitr. **13**, 134 (1919).
[4] Albrecht, W.: Arch. Ohrenheilk. **106**, 1 (1920).
[5] Voss, O.: Z. Hals- usw. Heilk. **3**, 191 (1922) (Kongreßbericht).
[6] Charousek u. Kubie: Passow-Schaefers Beitr. **21**, 118 (1924).
[7] de Kleijn u. Rademaker, s. bei Blohmke: Z. Hals- usw. Heilk. **4**, 366 (1923).
[8] Kleist: Zitiert nach Brunner.
[9] Karlefors: Acta oto-laryng. (Stockh.) **4**, 157 (1922).

zurückführen wollen, als nicht haltbar erscheinen, um so mehr (Blohmke[1]), als Spiegel und Hotta[2] auch beim Tier durch Zerstörung des Frontalpols eine stärkere Innervation der kontralateralen Strecker nachzuweisen vermochten.

Nach Beck[3] läuft die Bahn von der Rinde des Stirnhirns zum vorderen Schenkel der inneren Kapsel, hier vor der Bahn der Hirnnerven mehr basal in den medialen Teil des Hirnschenkelfußes und schließlich in die proximal medialen Anteile des Brückengraus. Die Annahme Sarbos[4], daß dabei eine Beeinflussung des Roten-Kern-Systems mit im Spiele sei, hat nach den experimentellen Untersuchungen Rademakers[5] über die Bedeutung des roten Kerns für die Haltungsreflexe an Wahrscheinlichkeit gewonnen.

Erwähnt sei, daß nach Riese[6] das frontale Vorbeizeigen sehr viel leichter vom Kranken kompensiert werden kann als das cerebellare.

Gerstmann[7] beschreibt in Analogie zu einigen Fällen des Schrifttumes als charakteristisch für Stirnhirnerkrankung *Körperrotation* um die Längsachse entgegengesetzt dem Tumor. Wir selbst haben ebenfalls einen Stirnhirntumor beobachtet, der anfallsweise Körperdrehung, jedoch zur Seite des Tumors aufgewiesen hatte.

2. Nystagmus.

Die statischen Störungen bei Stirnhirnkranken hatten Bauer und Leidler[8] auf Grund von Tierversuchen auf eine direkte Beeinflußung der Vestibularapparate zurückgeführt in dem Sinne, daß nach Ausschaltung einer Großhirnhemisphäre eine allmählich vorübergehende mäßige Übererregbarkeit des gleichseitigen und Untererregbarkeit des gegenseitigen Vestibularapparates eintreten solle. Auch Rhese[9] hatte nach Untersuchungen an Kriegsverletzten angenommen, daß jede Großhirnhemisphäre hemmend auf den Vestibularapparat der gleichen und erregend auf den der Gegenseite einwirke. Die Nachprüfung der Tierversuche durch Dusser de Barenne und de Kleijn[10] ergab aber eine gleichmäßige Erregbarkeit der Vestibularapparate mit einer Nystagmusbereitschaft nach der exstirpierten Seite d. h. es trat Nystagmus mit der schnellen Komponente nach der exstirpierten Seite unabhängig von der Art der Auslösung viel stärker ein.

Die gleichmäßige Erregbarkeit der Vestibularis ist auch am Menschen von Blohmke[1] und von Wishart[11] auf Grund autoptisch belegter Fälle beschrieben worden.

Von amerikanischen Autoren (Eagleton[12]) wurde behauptet, bei Tumoren der vorderen und mittleren Schädelgrube sei die kalorische Erregbarkeit der gegenseitigen Vertikalkanäle vermindert oder verzögert, bei solchen der hinteren Schädelgrube aufgehoben. Dieser Befund wurde von Barré[13] nicht bestätigt. Hingegen fand dieser Autor in Gemeinschaft mit Baldenweck[14], daß bei Quergalvanisation des Kopfes von Ohr zu Ohr Prozesse der vorderen Schädelgrube mehr die Neigungsreaktion des Kopfes beeinträchtigen als den galvanischen

[1] Blohmke: Z. Hals- usw. Heilk. **4**, 366 (1923); **6**, 340 (1923) (Kongreßbericht).
[2] Spiegel u. Hotta: Pflügers Arch. **212**, 759 (1926).
[3] Beck: Österr. otol. Ges., 25. V. 1919. Ref. Zbl. Ohrenheilk. **17**, 191 (1920).
[4] Sarbo: Klin. Wschr. **1**, 1597 (1922).
[5] Rademaker: Klin. Wschr. **2**, 404 (1923).
[6] Riese, W.: Zbl. Neur. **26**, 305 (1921 — Z. Neur. **76**, 367 (1922).
[7] Gerstmann: Arch. f. Psychiatr. **76**, 635 (1926).
[8] Bauer u. Leidler: Arb. neur. Inst. Wien **19** (1911).
[9] Rhese: Z. Ohrenheilk. **70**, 262 (1914).
[10] Dusser de Barenne u. de Kleijn: Z. Hals- usw. Heilk. **3**, 197 (1922).
[11] Wishart: J. Laryng. a. Otol. **38**, 109 (1923).
[12] Eagleton: The Laryngoscope **33**, 483 (1923).
[13] Barré: Rev. d'Oto-Neuro-Ocul. **4**, 241 (1926).
[14] Baldenweck u. Barré: Arch. internat. Laryng. etc. **1**, 26 (1922).

Nystagmus im Gegensatze zu Erkrankungen der hinteren Schädelgrube, die umgekehrt mehr die Nystagmusreaktion verändern, hingegen wenig die Neigungsreaktion des Kopfes.

Unsere eigenen Fälle wiesen bei *experimenteller Vestibularerregung* keine außerhalb des Rahmens des Normalen liegenden Veränderungen der Erregbarkeit für Nystagmus auf. Interessant ist, daß unsere Kranken, wenn wir die geringen Differenzen der Erregbarkeit beider Seiten bei Spülung und Drehung vergleichen, fast ausnahmslos Dissoziation des kalorischen und rotatorischen Erregungseffektes ergaben, d. h. kalorisch war fast stets die kranke Seite eine Spur weniger erregbar, rotatorisch dauerte der auf das Labyrinth der gesunden Seite zu beziehende Nystagmus einige Sekunden länger. Auf die Richtung des Nystagmus bezogen, steht dieser Befund im Gegensatz zu den Ergebnissen von Dusser de Barenne und de Kleijn[1], da bei uns Nystagmus mit der schnellen Komponente zur gesunden Seite kalorisch und rotatisch auszulösen war.

Spontan sahen wir häufig keinen Nystagmus, einige Male jedoch rotatorisches und horizontales Augenzucken ohne Bevorzugung einer Seite. Auch Kapp[2] beschreibt bei 2 traumatischen Stirnhirnfällen rotatorischen Nystagmus.

3. Lagereaktionen.

Was die Lagereaktionen anlangt, so zeigte der durch Obduktion bestätigte Stirnhirntumor Störungen der Vertikalempfindung in der Frontalebene zur gesunden Seite; auch die Vertikalempfindung in der Sagittalebene wies große Schwankungen auf, ein Befund, den wir[3] schon einmal bei einem klinisch angenommenen Stirnhirnkranken erhoben haben. Der Kopfstellreflex hingegen war bei Neigung des Körpers zur kranken Seite weniger vorhanden. Spontan wurde der Kopf zur kranken Seite geneigt und gedreht gehalten.

Dieser Befund steht also im Gegensatze zu demjenigen bei Prozessen der hinteren Schädelgrube, wo alle Reaktionen nach der kranken Seite hin gestört sind.

Aus allem ergibt sich, daß wir bei Stirnhirnerkrankungen sowohl spontane wie experimentelle Veränderungen der vestibularen Reaktionen finden, daß diese aber nicht auf einer Störung des eigentlichen vestibularen Reflexbogens beruhen, sondern auf eine Schädigung der Bahnen für die statischen Reaktionen zurückzuführen sind.

So wenig im physiologischen Sinne gesichertes Material unsere Zusammenstellung auch aufweist, so haben wir doch versucht, aus den zahlreichen klinischen Beobachtungen die für Erkrankungen der einzelnen Hirnteile charakteristischen Veränderungen der Haltungs- und Bewegungsreaktionen herauszuarbeiten.

Unsere Darlegungen zeigen, wie sehr wir hier noch im Anfange stehen. Aufgabe weiterer Forschung muß es sein, die verschiedenen Abweichungen weiter zu verifizieren und besonders durch Verbindung klinischer und pathologisch-anatomischer, ebenso wie physiologischer Untersuchungen besonders am Menschen die Bahnen und Zentren dieser Reaktionen weiter zu klären.

---

[1] Dusser de Barenne u. de Kleijn: Zitiert auf S. 440.
[2] Kapp: Mschr. Psychiatr. **63**, 130 (1927).
[3] Grahe: Z. Hals- usw. Heilk. **12**, 640 (1925) (Kongreßbericht).

Der Schwindel.

Von

M. H. Fischer und **A. E. Kornmüller**

Prag-Tetschen.

Mit 6 Abbildungen.

Zusammenfassende Darstellungen.

Aubert, H. u. Y. Delage: Physiologische Studien über die Orientierung. Tübingen: Laupp 1888. — Bárány, R.: Spezielle Pathologie der Erkrankung des Cochlear- und Vestibularapparates. Handb. Neur. von Lewandowsky **3** II, 811 (1912). — Bárány, R. u. K. Wittmaack: Funktionelle Prüfung des Vestibularapparates. Verh. dtsch. otol. Ges. **1911**, 37—184. — Bauer, L. H.: Aviation medicine. Baltimore: William u. Wilkins 1926. — Borries, G. V. Th.: Fixation und Nystagmus. Kopenhagen: Th. Linds; Leipzig: K. F. Köhler 1926. — Brunner, H.: Allgemeine Symptomatologie der Erkrankungen des Nervus vestibularis, seines peripheren und zentralen Ausbreitungsgebietes. Handb. Neur. d. Ohres von Alexander-Marburg **1**, 939. Berlin-Wien: Urban & Schwarzenberg 1924. — Ergebnisse der klinischen Funktionsprüfung des Ohres bei Erkrankungen der Medulla oblongata und des Kleinhirns. Zbl. Neur. **37**, 145 (1926); **44**, 1 (1927). — Byrne: Physiology of the semicircular canals and their relation to seasickness. New York: Dougherthy 1912. — Cyon, E. v.: Ohrlabyrinth. Berlin: Julius Springer 1908. — Fischer, M. H.: Die Regulationsfunktion des menschlichen Labyrinthes und die Zusammenhänge mit verwandten Funktionen. Erg. Physiol. **27**, 209 (1928); auch separat. München: J. F. Bergmann 1928. — Forster, E. u. A. Güttich: Über die Bedeutung des Schwindels. Klin. Wschr. **2**, 1028 (1922). — Göthlin, G.: Die Bewegungen und die physiologischen Konsequenzen der Bewegung eines zentralen optischen Nachbildes in dunklem Blickfeld bei postrotatorischer und kalorischer Reizung des Vestibularapparates. Nova acta reg. soc. scient. Upsaliensis. Vol. extr. ord. ed. Upsala 1927. — Grahe, K.: Die Funktion des Bogengangsapparates und der Statolithen beim Menschen. Dieses Handb. **11** I, 909 (1926). — Hitzig, E.: Der Schwindel (Vertigo). Spez. Pathol. u. Therap. von Nothnagel, **12** II. Wien: A. Hölder 1898. 2. Aufl. von J. R. Ewald u. R. Wollenberg. Ebenda 1911. — Hofmann, F. B.: Eie Lehre vom Raumsinn des Auges. I. u. II. Berlin: Julius Springer 1920 u. 1925. — Högyes, A.: Über den Nervenmechanismus der assoziierten Augenbewegungen (übersetzt von M. Sugár). Berlin-Wien: Urban & Schwarzenberg 1913. (Siehe auch Mschr. Ohrenheilk. **1912**.) — Kobrak, F.: Beiträge zur Lehre von den statischen Funktionen des menschlichen Körpers. Berlin: S. Karger 1922. — Kries, J. von: Allgemeine Sinnesphysiologie. Leipzig: F. C. W. Vogel 1923. — Leidler, R.: Der Schwindel. Handb. Neur. d. Ohres von Alexander-Marburg **1**, 553. Wien-Berlin: Urban & Schwarzenberg 1923. — Leidler, R. u. P. Loewy: Beteiligung der Cochlea und des Labyrinths bei den Neurosen. Handb. Neur. d. Ohres von Alexander-Marburg **3**, 355. Wien-Berlin: Urban & Schwarzenberg 1926. — Lorente de Nò, R.: Untersuchungen über die Anatomie und die Physiologie des Nervus octavus und des Ohrlabyrinths. I. u. II. Teil: Trav. du lab. de recherch. biol. de l'univers. de Madrid **23**, 259 (1925); **24**, 53 (1926). III. Teil: Mschr. Ohrenheilk. **61**, 857, 1066, 1152, 1300 (1927). IV. Teil: Trav. du lab. de recherch. biol. de l'univers. de Madrid **25**, 157 (1927/28). — Mach, E.: Grundlinien der Lehre von den Bewegungsempfindungen. Leipzig: Engelmann 1875. — Analyse der Empfindungen. 9. Aufl. Jena: G. Fischer 1922. — Magnus, R.: Körperstellung. Berlin: Julius Springer 1924. — Marburg, O.: Die Tumoren im Bereiche des Cochlear-Vestibularsystems und Kleinhirns. Handb. Neur. d. Ohres von Alexander-Marburg **3**, 1. Berlin-Wien: Urban & Schwarzenberg 1926. — Moulonguet, A.: Les vertiges labyrinthiques. Paris: Masson et Cie 1927. — Mulder, W.: Quantitative betrecking tusschen prickel en effect bei het statisch organ. Proefschrift. Utrecht 1908. — Nagel, W. A.: Die Lage-, Bewegungs- und Wider-

standsempfindungen. Nagels Handb. Physiol. **3**, 734 (1905). — OHM, J.: Zur Tätigkeit des Augenmuskelsenders, I. u. II. Botropp: Selbstverlag 1928 u. 1929. — PETRÉN, K. u. SV. INGVAR: Vertiges. Nouveau traité de medicine von G. H. ROGER, F. WIDAL, P. J. TEISSIER. **18**. 29. Paris: Masson & Cie 1928. — PURKINJE, J E.: Beiträge zur näheren Kenntnis des Schwindels aus heautognostischen Daten. Med. Jb. österr. Staat. **6**, 2. St., 79 (1820). — ROSENFELD, M.: Die Symptomatologie und Pathogenese der Schwindelzustände. Erg. inn. Med. **11**, 690 (1913). — ROSSEM, A. VAN: Gewaarwordingen en reflexen, opgeweckt vanuit de halfcirkelvormige kanalen. Onderzoek. physiol. labor. Utrecht, 5. Reihe, **9**, 151 (1908). — STEIN, ST. VON: Schwindel (Autokinesis externa et interna). Leipzig: O. Leiner 1910. — WULFFTEN-PALTHE, P. M. VAN: Zintuigelijke en psychische functies tijdens het vliegen. Proefschrift. Leiden 1921 — Nervenfunktion und nervöse Störungen beim Fluge des Menschen mit besonderer Berücksichtigung des Nervus octavus. Handb. Neur. d. Ohres von ALEXANDER-MARBURG **3**, 685. Berlin-Wien: Urban & Schwarzenberg 1926.

I. Vorbemerkungen.

Es wird wohl wenig Menschen geben, die nicht aus eigener Erfahrung wüßten, was „*Der Schwindel*“ ist; viele von ihnen wissen denn auch, oft ins Einzelne gehende Beschreibungen anzugeben. So sind von den verschiedensten Autoren mannigfache bunte Bilder gesammelt worden. Man hat seit jeher versucht, das Gemeinsame aus diesen bunten Bildern herauszugreifen, um zu einer näheren Charakteristik, zu einer *Definition* des Begriffes „Schwindel“ zu gelangen. Eine Definition im strengsten Sinne des Wortes konnte dabei anscheinend wohl niemandem gelingen; es handelt sich vielmehr um mehr oder weniger vollständige Beschreibungen oder Umschreibungen. Das liegt in der Natur der Sache, denn der Begriff „Schwindel“ ist nicht einfach, sondern vielseitig, komplex, wenn er auch — streng gefaßt — als einheitlich aufzufassen zu sein scheint.

Um einen flüchtigen Überblick zu bekommen, sei im folgenden erlaubt, die Beschreibungen („Pseudo-Definitionen“) des Schwindels von einigen prominenten Forschern auszuführen[1]:

HERZ[2] (1786): „Der Schwindel ist derjenige Zustand der Verwirrung, in welchem die Seele wegen der zu schnellen Folge der Vorstellungen sich befindet.“

PURKINJE (1825): „Vorläufig definiere ich den Schwindel als eine durch subjektive Zustände bedingte Scheinbewegung der Sinneserscheinungen, die durch eine Täuschung aufs Objektive übertragen wird.“

JACKSON[3] (1880): „Vertigo is on the physical side incipient rudimentary disorder of locomotion.“

BONNIER[4] (1893): „Quand nous perdons la notion précise des rapports de notre milieu avec nous-mêmes, nous sommes bien près du vertige. Si l'illusion gagne nos autres facultés d'orientation sensorielle, il peut y avoir désorientation objective totale, et, nos sens ne se contrôlant plus, la désorientation subjective apparaît, c'est le vertige.“

GRASSET[5] (1901): „Quand un sujet dit avoir un vertige, il dit que les objets environnants semblent tourner ou se déplacer autour de lui ou que lui-même paraît être entraîné, se déplacer par rapport aux objets environnants; il ajoute en général qu'il se sent menacé de perdre l'équilibre.“ „Le vertige est donc à

[1] Es ist ganz unmöglich und würde den Rahmen dieses Artikels weit überschreiten, auch nur die Mehrzahl der hierher gehörigen Arbeiten anzuführen, zumal auch klinische Arbeiten zu berücksichtigen sind. Eine Beschränkung auf das Allerwichtigste ist darum nötig. Bis 1909 bringt eine sehr vollständige Zusammenstellung auch der ältesten Literatur das ausgezeichnete Buch v. STEINS „Schwindel“ (1910); im übrigen vgl. die zusammenfassenden Darstellungen.

[2] HERZ, M.: Versuche über den Schwindel. 2. Aufl. Berlin 1791.

[3] JACKSON, H.: Lancet **1880**.

[4] BONNIER, P.: Vertige. Paris 1893 u. 1904.

[5] GRASSET: Le vertige. Rev. philos. **1901**.

la fois signe d'une excitation anormale des centres d'orientation et d'une insuffisance anormale de la voie à assurer l'équilibre."

Hitzig (1899): „Unter Schwindel, Vertigo, versteht man die Wahrnehmung von Störungen der Vorstellungen über unser körperliches Verhalten im Raume."

Gradenigo[1] (1906): „La vertigine risulta da una falsa sensazione di movimento, quando abbiamo la percezione cosciente di tale falsità."

v. Stein (1910): „Jede subjektive Empfindung einer verlängerten normalen oder unnormalen geradlinigen oder kreisförmigen Bewegung, welche in die Außenwelt (Autokinesis externa) projiziert wird, oder im Körper oder in seinen Teilen (Autokinesis interna) lokalisiert wird, ist der eigentliche Schwindel. Bewegung ist also Grundbedingung für das Zustandekommen des Schwindels: Wo keine subjektive Bewegung (Richtung, Form usw. ohne Bedeutung) ist, existiert auch kein Schwindel. Die den Schwindel begleitenden Gleichgewichtsstörungen verschiedenen Grades (vom leichten Wackeln bis zum Sturze), Übelkeit, Erbrechen, Benommenheit und schließlich Depression des Sensoriums sind nichts anderes als Folgeerscheinungen, Produkte verschiedener Geschwindigkeiten, mit welchen die autokinetischen Empfindungen stattfinden."

Bárány[2] (1908): „Der Drehschwindel ist das Gefühl der Benommenheit, verbunden mit den Empfindungen der Scheinbewegungen der Umgebung, des eigenen Körpers oder beider zusammen und den Empfindungen und Gefühlen eventueller Übelkeiten. Erreicht die Benommenheit einen höheren Grad, so tritt Desorientierung im Raume auf."

Wollenberg (1911): „Schwindel ist das aus der Täuschung über unser Verhältnis im Raume entstandene vorübergehende Gefühl peinlicher Verwirrung. Schwindel ist Ratlosigkeit mit Bezug auf das körperliche Verhältnis zum Raume."

Ewald (1911): „Der Schwindel ist Trübung des statischen Bewußtseins. Er entsteht, falls ein oder mehrere Hilfsmittel versagen, die uns zur statischen Orientierung dienen."

Leidler (1923): „Wir werden also den Schwindel als eine Gemütsbewegung spezifischen Charakters definieren, welche immer mit Bewegungswahrnehmungen (bzw. -empfindungen oder -vorstellungen) verbunden ist und in den meisten Fällen Unlust-, seltener Lustcharakter aufweist. Dabei verstehen wir unter einer Gemütsbewegung einen besonderen Bewußtseinszustand emotionalen Charakters mit einem phänomenalen Kern. Das psychische Element aber, welches diesen phänomenalen Kern darstellt, ist ein letztes undefinierbares und nur durch Erfahrung erkennbares.

Um diesen aus: phänomenales Element, Bewegung und Unlust (Lust) zusammengesetzten Kern gruppieren sich nun die verschiedenen oben aufgezählten minder konstanten Komplexkomponenten, von deren An- bzw. Abwesenheit sowie von deren Intensität größtenteils der Charakter, die Qualität des Schwindels abhängt."

Kobrak[3] (1924): „Schwindel ist demnach ein vegetativ und animal bedingter, den Allgemeingefühlen verwandter Reizzustand, dessen animaler Teil durch die auf Selbstbeobachtung begründete Perzeption der gestörten komplexen statischen Automatie mit konsekutiver Verwirrtheit, dessen vegetativer Anteil durch Perzeption des Vagusreizes bedingt ist."

Curschmann[4] (1927): „Schwindel ist das spezifische Unlustgefühl auf Grund einer bewußten oder befürchteten Störung des körperlichen Gleichgewichts."

[1] Gradenigo, G.: Giorn. d. real. Acad. di med. di Torino **12** (1906).
[2] Bárány, R.: Internat. Zbl. Ohrenheilk. **6**, 447 (1908).
[3] Kobrak, F.: Klin. Wschr. **3**, 195 (1924).
[4] Curschmann, H.: Münch. med. Wschr. **71**, 1243 (1924).

Petrén und Ingvar (1928): „Le vertige doit être traité comme un phénomène psychologique; on doit nommer vertige la pénible sensation spézifique d'incertitude et de trouble, difficile à expliquer, qui résulte d'impulsions discordantes et divergentes de notre appareil d'orientation. Sous la forme la plus typique et la plus marquée, elle se produit par la sensation de déplacement, soit des objets environnants, soit du corps du malade lui-même, qui n'est qu'une illusion à laquelle ne correspond pas la réalité."

Wie diese kleine Auswahl zeigt, wird von fast allen Autoren das subjektive Moment des Schwindels in den Vordergrund gestellt. Kein Zweifel, der *Schwindel* ist *ein Bewußtseinsinhalt.* Es ist darum gewiß nicht unberechtigt, daß die Darstellung von Leidler[1] (1923) sich vornehmlich mit der psychologischen Seite des Problems beschäftigt; es ergeben sich dabei gewiß interessante Gesichtspunkte, die zu berücksichtigen sind. Doch möchte uns scheinen, daß solche Betrachtungen nur zu leicht geeignet sind, auf Abwege zu führen; es besteht die Gefahr, Probleme, die uns derzeit physiologisch nur schwer oder gar nicht erfaßbar sind, ausweichend auf das Psychologische hinüberzuschieben.

Sog. „*Scheinbewegungen*" der Umgebung oder des eigenen Ichs spielen wie sog. „*Lagetäuschungen*" eine große Rolle beim Schwindel. Es muß darum wohl beim Versuche einer Analyse des Schwindels ein Hauptgewicht auf die physiologische Erkenntnis solcher Erscheinungen gelegt werden. Viele Autoren, z. B. v. Stein, sind der Meinung, daß objektive Gleichgewichtsstörungen nicht zum Begriff des Schwindels gehören. Wäre es immer so! Vielfach sind subjektive und objektive Erscheinungen so miteinander verwoben, daß sie nicht zu trennen sind. Auch die Gleichgewichtsstörungen können schließlich in das Bewußtsein übergehen.

Es dürfte darum wohl von Vorteil sein, jene experimentellen Methoden heranzuziehen, die „Schwindel" auszulösen imstande sind. Es könnte damit gelingen, wenigstens einzelne Erscheinungen des Komplexes „Schwindel" klarzustellen und den physiologischen Grundlagen auf die Spur zu kommen.

II. Phänomenologie des Schwindels.

Es möge eine Schilderung des Verhaltens von Labyrinthkranken an die Spitze gestellt werden, die St. v. Stein in seinem wertvollen Buche[2], „Schwindel", verfaßt hat, und die unseres Erachtens in ihrer Art unübertroffen ist:

„Das oben gegebene Material ermöglicht es uns, von dem qualvollen Zustande, in welchem sich die Labyrinthiker entweder die ganze Zeit oder in periodischen Zwischenräumen befinden, eine annähernde Vorstellung zu gewinnen. Es entstehen bei ihnen jede Minute, zuweilen jede Sekunde und verschwinden wieder verschiedene Autokineseempfindungen: das Gesicht ist abgemagert und blaß, der Ausdruck desselben gramvoll: die Bewegungen sind langsam und vorsichtig. Die Kranken halten gewöhnlich den Kopf unbeweglich und wenden meist nicht ihn, sondern den ganzen Rumpf. Auch der Blick ist unbeweglich. Das Lesen und Schreiben ermüdet sie bald. Sie fühlen sich gedrückt, klagen über Schwindel und Gleichgewichtsstörungen, und nur bei genauer Analyse allmählich wird es klar, wie kompliziert die Ursachen sind, von denen die Autokinese und die Koordinationsstörungen in den Bewegungen hervorgerufen werden. Viele Labyrinthiker sind so hilflos, daß sie sich ohne Stütze nicht bewegen können. Selbständiger sind solche Kranke, die nur an Koordinationsstörungen der Bewegungen ohne jegliche Autokinese leiden. Obgleich rasche Wendungen des Kopfes, rasche Bewegungen des ganzen Körpers einen wankenden Gang, Schwanken und sogar Fallen, von Verletzungen begleitet, zur Folge haben, dennoch können sich solche Kranke

[1] Vgl. auch R. Leidler: Mschr. Ohrenheilk. **55**, H. 2 (1921). — Leidler, R. u. P. Loewy (1926).

[2] Wenn man von den theoretischen Anschauungen v. Steins absieht, so ist dieses Buch eine außerordentliche Leistung eines feinsinnigen Beobachters, das viel zu wenig Beachtung gefunden hat. Es ist geradezu eine Fundgrube für die interessantesten Erscheinungen, von denen man vielen heute die Aufmerksamkeit zuwendet. Daneben bietet es eine sehr sorgfältige und sehr vollständige Literaturübersicht mit ausführlichen Referaten.

allein fortbewegen, wenn sie sich an die umstehenden Gegenstände halten. Ist jedoch Autokinese vorhanden, so verhält sich die Sache ganz anders.

Beim Gehen zieht es den Kranken bald nach links, bald nach rechts, bald nach vorn, bald nach hinten. Der Gang ist ein stoßweiser, wellenförmiger, ein schwankender, sog. Entengang. Plötzlich fällt er rücklings zu Boden, mit dem Kopfe voran, sich an verschiedenen Körperstellen verletzend. Er geht gewöhnlich den Blick unverwandt in die Ferne gerichtet. Bei der Vorwärtsbewegung (beim Gehen, Fahren im Wagen, mit der Eisenbahn usw.) entfernen sich die Gegenstände, und bei der Rückwärtsbewegung laufen sie nach irgendeiner Seite hin. Nähert sich der Kranke einem Fenster, so treten die Scheiben zurück, er stößt mit dem Kopfe an dieselben und zerschlägt sie häufig. Neigt er den Kopf während des Gehens, so stürzt die Umgebung auf ihn los. Richtet er den Blick zu Boden, so schwindet dieser ihm unter den Füßen, es entsteht ein Abgrund, der Fuß tritt hinein, der Rumpf neigt sich instinktiv nach rückwärts, und das Ende ist ein Fall rücklings mit mehr oder weniger starken Verletzungen. Alle höheren Gegenstände: Kirchen, Häuser, Bäume sind auf ihn zu oder von ihm abgeneigt. Eine Straße bildet in seinen Augen einen langen Korridor mit nach der Mitte hin geneigten Häusern. Eine gerade Straße erscheint ihm nach irgendeiner Seite abgebogen. Die horizontalen Linien sind geneigt, die menschlichen Gesichter schief: eine Augenbraue höher als die andere usw.

Die Bewegung der Menschen, Fuhrwerke, Eisenbahnzüge ruft Störungen des Ganges, Hinfallen hervor. Über die Straße kann der Kranke nur gehen, wenn dort kein Verkehr ist. Beim Anblick einer in Bewegung befindlichen Menschenmenge auf öffentlichen Plätzen, im Saal, fällt er hin, wenn er keine rechtzeitige Stütze findet.

Fährt ein Wagen vorbei, so sieht der Kranke statt Räder rotierende Ringe, zuweilen anstatt vier erscheinen ihm acht Ringe, von denen vier unbeweglich sind, während die anderen vier sich in der Richtung der stattgehabten Bewegung drehen. Fährt in diesem Augenblick ein anderer Wagen in entgegengesetzter Richtung vorbei, so erscheint wieder eine Reihe von einfachen oder doppelten Ringen, die sich in der neuen Richtung drehen. Nähern und entfernen sich noch andere Fuhrwerke, so drehen sich nach verschiedenen Seiten hin unzählige Ringe, dabei mit verschiedenen Geschwindigkeiten — die großen mit einer größeren, die kleinen mit einer geringeren. Die vom Patienten fortdrehenden Schienen der Räder hinterlassen Ringe, welche bald auf ihn zu, bald von ihm fort sich drehen. Gelingt es dem Kranken nicht, sich an etwas zu halten, so fällt er unfehlbar hin. Es hilft auch nichts, die Augen zu schließen, da dadurch Autokinesis interna hervorgerufen wird, welche ebenfalls einen Fall zur Folge hat. Es kommt vor, daß Bewegungen äußerer Gegenstände in verschiedenen Richtungen kreuzende Empfindungen von Autokinesis hervorrufen, welche den Kranken ermatten und Benommenheit des Sensoriums bedingen.

Doch sind dies nicht die einzigen Qualen des unglücklichen Kranken! Blickt er etwas Weißes an, so hat er die Empfindung, als werden ihm die Beine länger, der Oberkörper bekommt das Übergewicht, und er fällt hin: daher geht ein solcher Kranker nur mit großer Mühe im Winter auf einem glatten Wege, er stolpert immerfort und fällt leicht hin. Die rote Farbe verursacht Schwäche, Hin- und Herschwanken und Hinfallen, oder der Kranke hat die Empfindung von feurigen Strahlen in den Augen. Er sucht eine Stütze, sieht sich um, — da fällt sein Blick auf ein schwarzes Schild, und er fühlt, daß er kleiner und dicker, daß das Stehen und Gehen ihm leichter wird. Nach einigen Schritten sieht er einen grünen Baum: seine Arme und Beine werden wieder länger, der Rumpf und der Kopf kleiner: die riesenmäßigen Beine werden schwach, und es erfolgt ein Sturz. Mit Mühe erholt sich der Kranke von dem Stoß, er steht auf und geht weiter. Vor ihm steht ein gelb angestrichenes Haus. Kaum hat er seinen Blick darauf geworfen, so fällt er nach vorn und zerschlägt sich das Gesicht. Nachdem er sich mühsam erhoben hat, sieht er nach oben und fühlt sich von der blauen Farbe des Himmels gestärkt, sein Körper beruhigt sich, doch nicht auf lange! Der Schall des Horns eines vorbeieilenden Automobils, das Pfeifen einer Lokomotive bringen den Kranken wieder zum Schwanken, seine Bewegungen werden aufs neue unsicher, und er sucht einen Halt. Er geht weiter. Ein neuer Farbenwechsel, wieder verschiedene Geschwindigkeiten, Töne, und es beginnt ein neues Spiel von Empfindungen!

Während des Fahrens gerät die ganze Umgebung in Zittern, Schwanken, Schwimmen, bald nach rechts, bald nach links. Der Kopf wird schwer. Übelkeit tritt auf. Die Equipage wird angehalten, um dem Unglücklichen etwas Ruhe zu gönnen. Augenschluß hilft nicht.

Mit großer Mühe erreicht der Patient seine Wohnung. Hier will er am Tisch Platz nehmen, hebt einen Stuhl, und sofort läßt er ihn fallen, da er Krampf in den Halsmuskeln mit Auftauchen von Autokinesen empfindet. Er fühlt, daß er hinfällt. Krampfhaft klammert er sich an den Stuhl, und je stärker er denselben in seinen Händen zusammendrückt, desto stärker und schneller werden die Autokinesen. Schließlich muß er fallen, oder er wird hingelegt.

Müde und matt legt sich der Labyrinthkranke endlich ins Bett. Doch auch hier findet er keine Ruhe! Den Kopf niedrig gebettet, fühlt er schon nach einigen Sekunden, daß er

in einen Abgrund, und zwar mit zunehmender Geschwindigkeit, sinkt. Er stößt einen fürchterlichen Schrei aus, da ihn die bodenlose Tiefe zu verschlingen droht, greift in Verzweiflung nach dem Kopfe, bemüht sich, ihn festzuhalten, aufzuheben. Endlich gelingt es ihm, sich zu wenden und auf die Seite zu legen. Die verschiedensten Geräusche — Zischen, Pfeifen, dumpfes Getöse, Glockengeläute, Flintenschüsse, Gezirpe, Heulen, Brummen usw. — verhindern ihn am Schlafen. Plötzlich wird er von einer unsichtbaren Kraft gedreht, ihm wird übel, und es erfolgt qualvolles Erbrechen. Endlich hat er sich beruhigt, ist eingeschlafen. Eine unvorsichtige Wendung des Kopfes im Schlafe, und der Kranke erwacht durch das Gefühl, daß er in einen Abgrund stürzt! Und wieder folgt ein peinlicher Zustand. So kann es Wochen, Monate und Jahre dauern.

Eine Kranke hat die Empfindung, als wachse ihr der Hals in die Länge und als fliege ihr der Kopf fort: Tag und Nacht laufen monatelang in entgegengesetzten Richtungen zwei Zonen: sie fühlt, daß ihr die Beine wachsen und zugleich rasch einer Wand zustreben: vor Angst, sich zu verletzen, beugt sie die Knie, stößt aber an dieselbe Wand, die sie vermeiden wollte.

Manche Kranke fühlen sich beängstigt, wenn sie in ein rot tapeziertes Zimmer treten. Gestreifte Tapeten, namentlich wenn die Streifen verschiedenfarbig sind, erwecken ein Gefühl, als wenn alles vor den Augen schwimmt, so daß manche Kranke nicht stehen können und sich unwohl fühlen."

Die v. Steinsche Schilderung eines Kranken mit einem ausgesprochenen Menièreschen Symptomenkomplex mutet fast exotisch an; sie ist natürlich eine Synthese aus verschiedenen Bildern.

Es sind also mannigfache Erscheinungen, wie schon v. Steins Beschreibung zeigt, die den Komplex Schwindel ausmachen; man kann nun versuchen, diesen Komplex zu analysieren und einzelne Komponenten herauszuheben.

Einen Hauptbestandteil des Schwindels bilden zweifellos — darüber ist man sich ganz allgemein einig — *Bewegungswahrnehmungen*[1] oder Bewegungsempfindungen des eigenen Ichs bzw. der gesehenen oder getasteten Umgebung, denen das Charakteristikum zukommt, daß sie den tatsächlichen objektiven Verhältnissen nicht entsprechen. Wird man sich dieser Nichtübereinstimmung bewußt, dann spricht man von „*Bewegungstäuschungen*". Kann man den Charakter und die Richtung dieser scheinbaren Bewegung erkennen, dann spricht Hitzig von einem systematischen Schwindel. „Die asystematischen Schwindelempfindungen stellen eine diffuse Störung der räumlichen Vorstellungen, welcher eine bestimmte Richtung der Scheinbewegungen nicht beiwohnt, dar." (Hitzig.) Eine so scharfe Trennung wird sich im allgemeinen schwer durchführen lassen, da die Übergänge fließend sind.

Scheinbewegungen des eigenen Ichs bezeichnet v. Stein als „Autokinesis interna". A. Tschermak hat für die Bewegungswahrnehmungen des eigenen Ichs, gleichgültig ob sie den tatsächlichen Verhältnissen entsprechen (cum grano salis!) oder nur scheinbar sind, den ansprechenden einfachen Namen „*Vektionen*"[2] vorgeschlagen.

Solcher Vektionen gibt es beim Schwindel mannigfaltige; sie können einmal recht klar zum Bewußtsein kommen: Man vermeint mit wechselnder Geschwindigkeit, langsam, rasch oder gar rasend, nach rechts oder links um eine vertikale Achse gedreht zu werden oder aber um horizontale Achsen nach vorne, hinten oder seitlich zu rollen. Auch um scheinbar schiefe Achsen glaubt man gelegentlich gedreht zu werden. In solchen Fällen war man gewohnt, von „Drehschwindel" zu sprechen. Dieser Ausdruck erscheint wohl etwas übernommen; solange eine

---

[1] Wenn wir von Bewegungs*wahrnehmungen* und Lage*wahrnehmungen* sprechen, so verwenden wir diese Begriffe im Sinne der klaren Definitionen von J. v. Kries (Allgemeine Sinnesphysiologie. Leipzig: F. C. W. Vogel 1923). Dort sind die Begriffe „Wahrnehmung" und „Empfindung" durchsichtig und konsequent gegeneinander abgegrenzt. Über Streitfragen psychologischer Natur betreffs der Abgrenzung dieser Begriffe vgl. a. u. auch R. Leidler: Mschr. Ohrenheilk. **62**, 1182 (1928).

[2] *Vektion* stammt von vehere = fahren.

genaue Analyse der Vektionen möglich ist und dieselben *ohne Nebenerscheinungen* verlaufen, ist es vielleicht nicht zweckmäßig, dafür den viel komplexeren Begriff „Drehschwindel" einzusetzen; wir müssen darin den Ausführungen von Abels[1] durchaus beipflichten. Ähnliche Drehwahrnehmungen können sich auch noch anders äußern, etwa in einem scheinbaren Hin- und Herpendeln, Schaukeln, Wogen, Schwanken u. dgl.

Auch geradlinige (Linear-) Vektionen sind ein häufiges Vorkommen. Man glaubt nach vorne, hinten oder seitlich bewegt zu werden. Manche Kranke beschreiben, daß sie im Schwindelanfalle plötzlich mit großer Geschwindigkeit in die Tiefe gestürzt oder in die Höhe gehoben worden seien; oft ist es so, als wäre die Unterlage (Fußboden oder Bett) plötzlich weggezogen worden und sie müßten in die Tiefe versinken[2]. Es ist selbstverständlich, daß auch Kombinationen von geradlinigen mit kreisförmigen Vektionen vorkommen, wie z. B. scheinbares Fliegen in Schraubenstürzen.

Überaus häufig ist es aber gerade die Eigentümlichkeit der Vektionen beim Schwindel, daß sie eigenartig unbestimmt sind, daß die klare Richtungserkenntnis fehlt, daß sie „verworren" sind, wie es Abels bezeichnet. Abels hält gerade solche Vektionen als für Schwindel charakteristisch. Es handelt sich dabei um ein eigenartiges Drehen oder Wirbeln im Kopfe, ein unbestimmtes Schwanken oder Taumeln, also um Dinge, die sich schwer analysieren, noch schwerer beschreiben lassen.

Es können zu dieser Art von Erscheinungen noch die sog. „partiellen Autokinesen" v. Steins gerechnet werden: Der ganze Körper scheint zusammenzuschrumpfen oder sich zu verlängern, oder aber einzelne Glieder scheinen plötzlich unproportional zu wachsen bzw. sich zu verkleinern[3]. Besonders scheinbare Streckung des Halses oder Schrumpfung desselben wird beschrieben. Brunner rechnet auch das Gefühl nach einer bestimmten Richtung, z. B. nach der Seite, gezogen zu werden (Lateropulsion) zum Schwindel.

Vektionen können beim Schwindelanfall ganz ohne jeden äußeren Anstoß lediglich aus inneren Ursachen, also z. B. auch bei geschlossenen Augen, auftreten. Sie können aber auch durch oft ganz geringfügige äußere Umstände, die beim Gesunden ohne Wirkung bleiben, ausgelöst werden, z. B. durch ganz kurzdauernde passive oder aktive Bewegungen. Auch optische Eindrücke, vornehmlich das Sehen bewegter Gegenstände, können maßgebend sein[4]. Über die Verwendung solcher Methoden zur experimentellen Erzeugung des Schwindels wird weiter unten die Rede sein. Bekannt ist beispielsweise das alte Experiment, daß man auf einer Flußbrücke stehend und auf das fließende Wasser schauend den Eindruck bekommen kann, als würde man mit der Brücke dem Strom entgegenfahren und das Wasser stände still.

Doch können sich die Scheinbewegungen beim Schwindel auch in der Weise bemerkbar machen, daß die gesehene, getastete oder gehörte Umgebung sich um das ruhende Ich zu bewegen scheint. Dann spricht man von „Augenschwindel", „Tastschwindel" und „Gehörschwindel"; v. Stein nennt dies alles „Autokinesis externa".

Der sog. *Augenschwindel* ist durch oft ganz merkwürdige Scheinbewegungen der Sehdinge ausgezeichnet. Gegenstände, Buchstaben, auf welche der Blick

---

[1] Abels, H.: Z. Psychol. **43**, 269, 374 (1906).

[2] Leidler und Löwy (1926) machen auf die interessante Analogie dieser Erscheinungen mit jenen aufmerksam, die so häufig bei Bewegungs*träumen* vorkommen.

[3] Es kann auch vorkommen, daß einzelne Glieder Bewegungen auszuführen scheinen.

[4] v. Stein berichtet auch, daß Töne und Farben solches verursachen können; es ist bedauerlich, daß solche Untersuchungen seither kaum mehr fortgesetzt worden sind.

gerichtet ist, scheinen zu zittern, zu schwanken, sich zu neigen, auszuweichen. Häuser, Bäume scheinen hin- und herzutaumeln, auf den Patienten loszustürzen, sich wieder wegzuneigen, plötzlich in die Höhe zu fahren oder in die Tiefe zu fallen. Der Fußboden versinkt sichtlich in die Tiefe, Straßen krümmen sich, Fenster entfernen sich plötzlich oder nähern sich drohend u. dgl., oder aber alles dreht sich wie toll von rechts nach links oder umgekehrt, von oben nach unten in wechselnden Richtungen. Alles wird undeutlich, verschwimmt vor den Augen, pendelt hin und her, scheint sich wie ein Rad zu drehen, ein Kasten droht umzufallen und so fort. Sehr bunte, oft schreckenerregende Bilder zeigen sich.

Der sog. *Tastschwindel* äußert sich darin, daß Dinge, die man tastet, sich zu bewegen scheinen (bei geschlossenen Augen!). Ein Stuhl, den man faßt, scheint sich zu drehen oder wegzufahren; der Fußboden, auf dem man steht, scheint sich zu drehen, abschüssig zu werden oder gar plötzlich zu versinken. Die Engländer nennen dies — es kommt bei der Schiffahrt auf stürmischer See bei den Vertikalbewegungen der Schiffe häufig vor — „sensation of want of support". Oder der Fußboden kann sich scheinbar fest gegen die Füße drücken und man meint mit ihm in die Höhe zu fahren. Solche Fälle, wo „Tastschwindel" mit Vektionen gleichzeitig verknüpft sind, kommen recht häufig vor. Die Patienten berichten, daß sich das Bett mit ihnen im Kreise drehe, schwanke, wellenförmige Bewegungen ausführe, hin- und herfahre, umkippe u. dgl. In der Hand gehaltene Gegenstände scheinen leichter oder schwerer zu werden und ähnliches.

Der „*Gehörschwindel*" besteht, soweit er vorkommt, darin, daß Tonquellen um den Patienten herumzutanzen, sich zu drehen, näherzukommen oder sich zu entfernen scheinen. Es ist dieser Erscheinung bisher wenig Aufmerksamkeit geschenkt worden.

Es wurde schon erwähnt, daß diese Scheinbewegungen der Umgebung häufig mit Vektionen zusammen vorkommen können; sie können aber auch einander ablösen. So kann eine Vektion bei Öffnung der Augen leicht in eine optische Scheinbewegung übergehen und umgekehrt. Dies schon deutet darauf hin, daß anscheinend zwischen beiden ein innerer Zusammenhang besteht.

Im Hinblicke auf die besprochenen Scheinbewegungen nimmt es nicht Wunder, daß es beim Schwindel auch zu eigenartigen „*Täuschungen*" *der Lagewahrnehmung* kommen kann; letztere sind ja in den ersteren sozusagen bereits enthalten. So äußern manche Kranke, daß ihr Kopf schief stände oder gar, daß sie das Gefühl hätten, auf dem Kopfe zu stehen, daß sie schief mit dem Kopfe nach unten im Bette lägen, daß sie irgendwie im Raume schwebten u. dgl. mehr.

Solche *Störungen* können auch die *optische Lokalisation* betreffen. A. Pick[1] z. B. beobachtete einen Kranken, dem sein Bett vertikal zu stehen schien. Dann sei hier auf die zahlreichen Beobachtungen Goldsteins[2] bei Cerebellarkranken und v. Weizsäckers[3] bei Vestibularkranken hingewiesen: Vertikale und horizontale Gerade, ebenso Figuren (Quadrate usw.) erschienen den Kranken verdreht, schief; außerdem machten sich unter gewissen Umständen eigentümliche Verzerrungen von Figuren bemerkbar. Gerade erschienen abgeknickt, Quadrate zu Parallelogrammen verzogen, Kreise abgeplattet. Gewisse Vorbedingungen mußten dabei erfüllt sein. Ähnliche Erscheinungen konnten sich bei der haptischen bzw. haptokinästhetischen Lokalisation bemerkbar machen.

Diese „Täuschungen" über den Ruhe- bzw. Bewegungszustand des eigenen Ichs oder der Umgebung sind nun sehr häufig von *Gefühlsmomenten* begleitet, was besonders Leidler hervorhebt; in erster Linie werden Unlustgefühle, Angst,

[1] Pick, A.: Z. Neur. **56**, 213 (1920).
[2] Goldstein, K.: Klin. Wschr. **7**, 294 (1925) — Schweiz. Arch. Neur. **17**, 203 (1926).
[3] v. Weizsäcker, V.: Dtsch. Z. Nervenheilk. **64**, 1 (1919).

Furcht erweckt. Doch kommt es gelegentlich auch vor, daß sie etwas Belustigendes beinhalten. Diese Gefühlsmomente scheinen eine sehr häufige, gelegentlich vielleicht nicht unwesentliche Begleiterscheinung des Schwindels bilden zu können.

Es kann aber im Verlaufe eines Schwindelanfalles noch sehr viel weiter gehen. Eine allgemeine Benommenheit im Kopfe, ein dauerndes rauschartiges Gefühl kann sich bemerkbar machen, das dann nicht selten mit Schwächezuständen verbunden ist. Die Beine zittern und drohen zu versagen, es wird — wie man zu sagen pflegt — schwarz vor den Augen, ein Gefühl des Unwohlseins beschleicht einen, kalter Schweiß bricht aus, bis es endlich zum Verluste des Bewußtseins, zum Zusammensinken kommt. Hier handelt es sich wohl um jene Erscheinungen, die allmählich zur „*Ohnmacht*" führen. Eine scharfe Grenze zwischen solchen und Ohnmacht dürfte sich wohl kaum immer ziehen lassen.

Man hat oft die bei Tieren experimentell erzeugten Gleichgewichtsstörungen direkt als Schwindel bezeichnet, was wir als unzulässig ablehnen müssen. Beim Menschen gibt es bestimmt *Gleichgewichtsstörungen ohne Schwindel*, worauf besonders v. Stein auf Grund seiner großen Erfahrung hinweist. Auch Leidler und Löwy berichten, „daß der Rombergsche Versuch bei der größeren Zahl unserer Fälle (35:21) positiv ausfiel, *daß aber aus dem Vorhandensein desselben nicht auf den Grund des Schwindels bei dem betreffenden Patienten geschlossen werden kann.*" Diese Erfahrungen lassen sich im übrigen vollauf bestätigen. Gleichgewichtsstörungen geben also keinen zuverlässigen Anhaltspunkt für das Bestehen von Schwindel.

Eine andere, wesentlich schwierigere Frage ist, *ob mit Schwindel Gleichgewichtsstörungen einhergehen, ob etwa solche gar mit zum Begriffe Schwindel gehören.* v. Stein äußert sich dazu: „Es können Autokinesen existieren ohne Gleichgewichtsstörungen; Autokinesen werden von Gleichgewichtsstörungen begleitet, wenn dieselben eine gewisse Geschwindigkeit erlangen." An anderer Stelle: „Nur diese Bewegungsempfindungen möchte v. Stein als eigentlichen Schwindel qualifizieren, die darauffolgende Koordinationsstörung ist nur eine Folgeerscheinung der Autokinese, welche ja allein existieren kann, ohne Beteiligung der Muskulatur." Leidler und Löwy teilen mit, daß gerade einige ihrer schwersten Patienten keinen Romberg zeigten. Andererseits aber zeigen Kranke mit Schwindel sehr häufig im Anfalle äußerst heftige Gleichgewichtsstörungen, plötzliches Umfallen, Hinstürzen, zumindestens heftiges Schwanken, Tendenzen zum Umfallen nach bestimmten Richtungen, Gangstörungen verschiedenster Art, Wackeln des Oberkörpers u. dgl., zumal, wenn sie die Augen geschlossen haben. Es ist aber auch sicher, daß Vektionen und Scheinbewegungen ohne sichtliche Gleichgewichtsstörungen vorkommen. Doch ist dabei wohl nicht zu vergessen, daß man gewöhnlich unter dem Begriffe Gleichgewichtsstörungen etwas relativ Grobes versteht, was gleich in die Augen fällt; der Rombergsche Versuch bedeutet denn auch im allgemeinen eine relativ grobe Prüfung.

Im Versuche — darüber wird noch zu berichten sein — führen alle jene Maßnahmen, die Schwindel verursachen, ausnahmslos auch zu gewissen Reflexen an den einzelnen Körperteilen, die schließlich auf eine Störung des Gleichgewichtes hinauslaufen; sie sind nur je nach Bedingungen graduell verschieden entwickelt. Das könnte man ja auch aus v. Steins Angabe herauslesen: „Autokinesen werden von Gleichgewichtsstörungen begleitet, wenn dieselben eine *gewisse Geschwindigkeit* erlangen." Den Begriff Schwindel kann man anscheinend nicht ohne weiteres mit Vektion oder Scheinbewegung identifizieren. Vielleicht machen gerade die Vektionen (Scheinbewegungen) *mit* den Gleichgewichtsstörungen oder den Tendenzen dazu, die doch in den Bewußtseinsinhalt in der Regel auch eintreten, zu-

sammen dasjenige aus, was für den Schwindel wesentlich ist. Dabei könnten immerhin noch — falls sich genügend Argumente finden lassen — die Gleichgewichtsstörungen als die Folge der Vektionen (Scheinbewegungen) angenommen werden, nicht aber als Folge des Schwindels.

Ausnahmslos ließe sich aber eine solche Anschauung kaum aufrecht erhalten, wenn man unter die Gleichgewichtsstörungen alle jene objektiven Erscheinungen rechnet, welche beim Schwindel vorkommen. Wir greifen hier einmal den Nystagmus heraus. Es ist ganz sicher, daß der Nystagmus der Augen zu ganz bestimmten Scheinbewegungen führen kann; er kann also in solchen Fällen die Ursache und nicht die Folge der Scheinbewegungen sein.

Offenbar sind also die *subjektiven und objektiven Erscheinungen beim Schwindel doch enger miteinander verknüpft*, als es zunächst den Anschein haben möchte. Eine klarere Einsicht in diese schwierigen Fragen dürfte sich wohl erst nach Besprechung experimenteller Tatsachen ergeben.

Die eben diskutierten Fragestellungen betreffen offenbar auch alle jene *vegetative Erscheinungen*, die *beim Schwindel* häufig vorkommen: Übelkeiten, Erbrechen, Veränderungen von Pulsfrequenz, Blutdruck und Atmung, Gefäßkontraktionen (Erblassen), Schweißausbruch, Durchfälle usf. Es sind also gerade jene Symptome, welche bei der Seekrankheit (Nausea) sehr viel ausmachen[1], die ja auch häufig mit Schwindel verbunden ist. Betreffs der *durch Vestibularisreizung erzeugbaren vegetativen Erscheinungen* und ihrer Beziehungen zum Labyrinthschwindel steht E. A. Spiegel[2] auf folgendem Standpunkte: „Die genannten vegetativen Erscheinungen sind nicht als sekundäre Folgen der den Schwindel konstituierenden psychischen Veränderungen aufzufassen, sondern entstehen als direkte Reflexwirkungen der Vestibulariswirkung, unabhängig vom Schwindelerlebnis.“ Ein solcher Standpunkt hat in der Tat eine große Wahrscheinlichkeit für sich; er würde darauf hinzielen, beide, den Schwindel und die vegetativen Erscheinungen als parallellaufend anzusehen. Spiegel geht aber noch weiter, indem er den auftretenden Gefäßkontraktionen, die zu Schwankungen der Durchblutungsgröße, ja zu Anämie führen können, speziell wenn sie im Gehirne auftreten, eine gewisse ursächliche Mitbeteiligung bei der Auslösung des Schwindels zuerkennen möchte. Dem beizustimmen scheint schon deshalb naheliegend, weil ja die Ohnmacht mit gewissen Schwindelprodromalsymptomen zweifellos vornehmlich auf Hirnanämie zurückzuführen ist.

Es dürfte aber schwer fallen, eine solche Anschauung für den Schwindel im allgemeinen durchzufechten. Es gibt einen „optokinetisch ausgelösten Schwindel“, der z. B. beim Betrachten bewegter Gegenstände auftritt, der auch von vegetativen Erscheinungen begleitet sein kann. In diesem Falle kann von einer Vestibularisreizung keine Rede sein, und zeitlich folgen die vegetativen Erscheinungen dem Schwindel ausnahmslos nach; davon wird noch zu sprechen sein. Eine Verallgemeinerung vom vestibulär experimentell erzeugten Schwindel auf den Schwindel überhaupt dürfte von vornherein kaum berechtigt sein und möge darum lieber unterbleiben. Wenn Leidler der Ansicht ist, „daß jeder vom Augenmuskelapparat her verursachte Schwindel[3] durch rückläufige Alteration des (zentralen) Vestibularapparates auf den bekannten diese beiden Apparate verbindenden anatomischen Wegen zustandekommt“, so ist das bestimmt eine kontroverse Angelegenheit. In dieser Auffassung ist aber auch ein Gedanke

---

[1] Vgl. M. H. Fischer: Die Seekrankheit. Dies. Handb., dies. Bd. S. 495.

[2] Spiegel, E. A.: Experimentelle Analyse der vegetativen Reflexwirkungen des Labyrinths. Handb. d. Neur. d. Ohres von Alexander-Marburg **3**, 631 (1926).

[3] Wenn damit der „optische Schwindel“ im allgemeinen gemeint ist, so liegen schon hier strittige Fragen vor, die sich kaum einheitlich beantworten lassen dürften.

enthalten, dem man wohl vorbehaltlos wird zustimmen müssen, daß nämlich das *Grundelement des Schwindels etwas Einheitliches* darstellt.

So ergeben sich schon aus der rein symptomatologischen Betrachtung des Schwindels schwierige und interessante Fragestellungen, deren Beantwortung im folgenden durch experimentelle Untersuchungen sich vielleicht teilweise wird ermöglichen lassen. Wir werden zu diesem Zwecke eine Einteilung des Schwindels nicht vermeiden können, weshalb zunächst ein Überblick über Einteilungsversuche vorausgegangener Autoren in Kürze gegeben werde.

III. Einteilung des Schwindels.

Wenn man je nach vorhandenen „Bewegungs-" bzw. „Lagetäuschungen" von sog. „*Bewegungsschwindel*" (Drehschwindel usw.) oder „*Lageschwindel*" spricht, so geschieht diese Klassifizierung rein phänomenologisch, wobei *ein* Hauptmerkmal des Schwindelkomplexes hervorgehoben wird. Spricht man, wie wir es oben vorläufig getan haben, von einem „Augenschwindel", „Gefühlsschwindel", „Tastschwindel" (z. B. Purkinje) usf., so will man damit kennzeichnen, daß der Schwindel sich speziell in Sensationen dieser Sinnesorgane auswirkt; doch wird eine solche Bezeichnung manchmal als eine — in einem gewissen Sinne — *ursächliche* anzusehen sein.

Hitzig teilt die „Schwindelempfindungen" in systematische und asystematische ein. Wir führten schon oben an, daß eine scharfe Trennung in dieser Hinsicht kaum durchführbar erscheint. Hitzig versteht unter „systematischen Schwindelempfindungen" Scheinbewegungen des eigenen Körpers (Vektionen) oder der Gegenstände der Außenwelt in einer bestimmten Richtung. Die Hitzigsche Einteilung beschränkt sich also offenbar auch nur auf das Hauptmerkmal des Schwindelkomplexes. Denn daß Vektionen und Scheinbewegungen *allein* schon Schwindel ausmachen, ist eine Anschauung, die sich kaum rechtfertigen lassen dürfte.

E. Darwin[1] spricht von: Vertigo rotatoria, visualis, ebriosa, febriculosa, cerebrosa; murmur aurium vertiginosum; tactus, gustus, olfactus vertiginosi. Ein bestimmtes Einteilungsprinzip herrscht hier überhaupt nicht vor, was mit Rücksicht auf den damaligen Stand des Wissens begreiflich erscheint; zum Teil handelt es sich um Bezeichnung von Ursachen, die zu Schwindel führen.

Die klinischen Beobachtungen brachten dann Klassifizierungen des Schwindels, welche Beziehungen zur Ätiologie aufzustellen versuchten; so war man und ist man noch häufig gewohnt, neben dem typischen Labyrinthschwindel von einem Herz-, Magendarm-, Großhirn-, Kleinhirnschwindel, von einem Schwindel bei Augenmuskellähmungen, bei Neurasthenie, Hysterie, Migräne, in der epileptischen Aura, als Vorläufer bei Ohnmachtsanfällen u. dgl. mehr zu sprechen. Den sog. Höhenschwindel hebt man gerne heraus. Aus diesen Einteilungsversuchen geht schon hervor, daß der *Schwindel ein* häufiges *Symptom bei den verschiedensten Erkrankungen ist;* der Schwindel ist dabei keineswegs immer gleichartig, sondern äußert sich je nach der Erkrankung, die er begleitet, in häufig recht verschiedener Weise. Doch sind wohl die Bestrebungen, diese verschiedenartigen Formen des *Schwindels* als *differentialdiagnostisches Hilfsmittel* zu verwenden, im allgemeinen gescheitert, wenn sich auch gelegentlich gewisse Anhaltspunkte ergeben. Das mag wohl zum Teil damit zusammenhängen, daß der Begriff Schwindel zu unbestimmt ist. Wenn wir nun auch Leidler nicht vorbehaltlos zustimmen können, daß jeder Schwindel ursächlich mit dem Vestibularorgane

[1] Darwin, E.: Zoonomie oder Gesetze des organischen Lebens. Übersetzt von Brandis. Hannover 1799.

(damit sind auch die zentralen Vestibularisverbindungen verstanden) zusammenhängt, so müssen wir ihn doch als etwas *Einheitliches* ansehen und können darum die Zweckmäßigkeit einer ätiologischen Einteilung in obigem Sinne nicht anerkennen. In anderen Fällen, wo es sich um klarer erfaßbare Symptome handelt, denkt man zumeist gar nicht an eine Einteilung nach der (vermuteten) Krankheitsursache.

Wir selbst wollen einer Einteilung nichts präjudizieren; bei der folgenden Besprechung des experimentellen Schwindels gehen wir lediglich aus Zweckmäßigkeitsgründen der Reihe nach von jenen Sinnesorganen aus, durch deren Beanspruchung sich Schwindel auslösen läßt.

IV. Experimenteller Schwindel.

1. Schwindel bei Vestibularisreizung (vestibulärer Schwindel).

Da Bewegungswahrnehmungen beim Schwindelkomplexe eine Hauptrolle spielen, wird es, um zu einer näheren Analyse gelangen zu können, kaum zu umgehen sein, die physiologischen Grundlagen der Bewegungswahrnehmungen kennen zu lernen. Einer der wichtigsten Receptionsapparate, der Bewegungswahrnehmungen vermittelt, ist anerkannterweise das Labyrinth. Dieses ist zweifellos auch an der Genese der Lagewahrnehmungen beteiligt. Jedenfalls dürften sich aus den physiologischen Betrachtungen wichtige Beziehungen zur Schwindelfrage ergeben.

A. Rotationen mit zur Drehachse zentrisch eingestelltem fixierten Kopfe.

Um zunächst nach Tunlichkeit rein vestibuläre Erscheinungen studieren zu können, müssen alle Seheindrücke ausgeschaltet werden; das geschieht entweder durch Untersuchung im Dunkelzimmer oder einfacher mit verbundenen Augen.

Verwendet werde einer der üblichen Drehstühle mit Rücken- und Armlehnen, um ein sicheres Sitzen zu garantieren. Der Kopf sei zunächst so gehalten, daß eines der drei Bogengangspaare rektangulär zur lotrechten Drehachse steht[1] und möglichst zentriert durch Einbeißen in ein Beißbrett, das durch ein Gestänge am Drehstuhl befestigt ist, fixiert bleibt. Der Drehstuhl werde dann mit einer gewissen Beschleunigung angelassen, durch längere Zeit gleichmäßig in Rotation gehalten und endlich mit einer der Anfangsbeschleunigung entsprechenden Endverzögerung angehalten.

Unter solchen Verhältnissen treten Wahrnehmungen von Drehbewegungen, sog. *Circular-Vektionen* (CV) rein horizontalen Charakters in folgender Weise auf (vgl. Abb. 184). Die durch die Anfangsbeschleunigung erzeugte Endolymphströmung[2] löst zunächst eine CV aus, welche dem Sinne nach der Richtung der realen Rotation entspricht. Diese CV hat eine gewisse scheinbare Geschwindigkeit, die ihr Maximum relativ rasch erreicht und dann allmählich abnimmt, bis die CV überhaupt erlischt; trotz Weiterbestehens der realen Rotation vermeint die Versuchsperson in Ruhe zu sein. Dann schließt eine CV von umgekehrtem Sinne an, klingt wieder ab, wird von einer neuen in wieder gleichem Sinne abgelöst und sofort. Die immer schwächer werdenden CV pendeln rhythmisch aus (vgl. Abb. 184), bis subjektiv trotz Weiterbestehens der gleichförmigen Rotation völlige Ruhe besteht (Buys[3], Dodge[4], M. H. Fischer). Es liegen also schon hier „Bewegungstäuschungen" im üblichen Sinne vor. Wird dann die Rotation abgebrochen,

[1] Unter diesen Umständen werden nach dem Machschen Cosinussatze nur in diesen Bogengängen durch die Winkelbeschleunigungen Endolymphströmungen erzeugt. M. H. Fischer und E. Wodak [Mschr. Ohrenheilk. **58**, 70 u. 527 (1924)] nannten solche Kopflagen „Hauptlagen". Näheres bei M. H. Fischer (1928).

[2] Die Zentrifugalbeschleunigungen sowie die Progressiv-(Peripherie-)Beschleunigungen sind bei zentrischer Einstellung des Kopfes in bezug auf die Labyrinthe relativ gering. Vgl. R. Lorente de Nò (1926—1928).

[3] Buys: Mschr. Ohrenheilk. **43**, 801 (1909); **47**, 675 (1913) — Rev. oto-neuro-oculist. **2**, 641, 721 (1924); **3**, 10, 105 (1925).

[4] Dodge, R.: J. exper. Psychol. **4**, 165 (1921).

so erzeugt die Endverzögerung eine neuerliche Endolymphströmung, die jener beim Andrehen gegensätzlich ist: man vermeint zunächst nach der Gegenseite gedreht zu werden, eine altbekannte Tatsache (Abels, Aubert-Delage, Bárány, Breuer, Mach, Purkinje, van Rossem u. a.[1]). Diese Vektion klingt ab und pendelt dann in ganz gleicher Weise wie jene während der Rotation rhythmisch aus (M. H. Fischer und E. Wodak), obwohl diesmal der Körper tatsächlich in Ruhe ist[2]. Wieder kann man von einer „Bewegungstäuschung" sprechen. Es muß allerdings besonders darauf hingewiesen werden, daß der Bewußtseinsinhalt bei diesen sog. „Bewegungstäuschungen" sich in keiner Weise von jenem zu unterscheiden braucht, wie er etwa bei der Wahrnehmung von tatsächlichen, beschleunigten Bewegungen besteht. Diese Vektionen können durchaus den gleichen Charakter haben wie Wahrnehmungen von effektiven passiven Bewegungen.

Man kann nun unseren Erfahrungen nach diese beschriebenen Vektionen unter den angegebenen Bedingungen nicht einfach mit dem Begriffe „Schwindel" identifizieren. Es wurde unter den besprochenen Kautelen nie geäußert, daß man schwindlig geworden wäre; es scheint also dazu noch etwas zu fehlen.

Wenn man, zweckmäßigerweise nach dem Anhalten der Rotation, während einer Vektion den Fuß vom Drehstuhle mit der Spitze auf den Fußboden hängen läßt, dann meint man, es schleife der Fuß über den Boden hin. Gerade das Umgekehrte tritt ein, wenn während einer gleichförmigen Rotation in dem Stadium, wo jede CV schon erloschen ist, die Fußspitze tatsächlich über den Fußboden schleift: dann glaubt man, der Fuß wäre in Ruhe und der Fußboden werde entgegen der tatsächlichen Rotationsrichtung unter den Füßen weggezogen. Beides entspricht nicht den tatsächlichen Verhältnissen, und man nennt darum auch solche Wahrnehmungen, sofern sie mit unserem intellektuellen Wissen in Widerspruch stehen, „*Bewegungstäuschungen*", die diesmal den *Tastsinn* betreffen. Man ist geneigt, derartige Erscheinungen unter den Begriff „*Tastschwindel*" zu rechnen, wie ihn Purkinje geprägt hat.

Die Erscheinungen des „Tastschwindels" sind aber unter Umständen recht verschieden und hängen von Bedingungen ab, die sich zur Zeit kaum ganz übersehen lassen. Z. B. macht das getastete Gestänge des Drehstuhles unter allen Umständen die scheinbare Drehung mit, wie sie der CV des eigenen Ichs entspricht. Dasselbe kann auch vorkommen, wenn man während einer CV nach einer realen Rotation einen außerhalb des Drehstuhles befindlichen Stab, Sessel o. dgl. erfaßt. Es ist also so, als wären die getasteten Dinge fix mit dem Körper verbunden und machten jede scheinbare Bewegung desselben mit. Das sind Erscheinungen, wie sie von optischen Eindrücken bereits Mach bekannt waren (vgl. weiter unten) und die Dittler[3] als *Lindnerphänomen* bezeichnet hat. Es kann dieses Experiment aber auch ganz anders ausfallen: fast in demselben Augenblicke, wo die auf dem ruhenden Drehsessel sitzende Versuchsperson während einer CV einen nicht mit dem Drehstuhl fix verbundenen, sondern auf dem Boden stehenden Gegenstand anfaßt, scheint dieser Gegenstand eine Drehbewegung in umgekehrtem Sinne auszuführen als der CV entspricht; dabei erlischt letztere in der Regel. Es scheint also in solchen Fällen das Ego plötzlich zu ruhen, und die getasteten Dinge scheinen sich um das unbewegte Ich herumzudrehen. Unter Umständen kann daneben aber auch noch die ursprüngliche CV, wenn auch mit

[1] Literatur bei M. H. Fischer (1928).

[2] Der Unterschied gegenüber der gleichmäßigen Rotation ist in einem gewissen Sinne allerdings nur scheinbar, denn in bezug auf die Strömungsvorgänge in den Bogengängen bedeutet gleichmäßige Rotation unter den gegebenen Voraussetzungen physikalisch infolge Fehlens von Winkelbeschleunigungen ebensoviel wie Ruhe.

[3] Dittler, R.: Z. Sinnesphysiol. **52**, 274 (1921).

verminderter scheinbarer Geschwindigkeit, weiterbestehen bleiben; dann sind also beide Phänomene miteinander kombiniert vorhanden. Auch darin gibt es optische Analogien.

Nun sei zunächst angenommen, man werde unter sonst gleichen Bedingungen wie oben, aber in einem beleuchteten geschlossenen Kasten, mit offenen Augen gedreht; durch Überwerfen eines undurchsichtigen Leintuches über den Drehsessel kann man dasselbe erreichen. Dann können *zwei grundsätzlich verschiedene Erscheinungen* beobachtet werden, von denen jene, die zweifellos mit dem reflektorischen Nystagmus zusammenhängen, zunächst der Einfachheit halber außer acht gelassen seien.

Solange während der realen Rotation eine CV besteht, solange erscheint das ganze Gesichtsfeld mitgedreht zu werden; ist bei andauernder gleichförmiger Rotation die CV verschwunden und glaubt man in Ruhe zu sein, dann erscheint auch der gesehene Kasten in Ruhe. Öffnet man in diesem Stadium ein Fenster, so daß man einen Ausblick auf die Umgebung erhält, dann scheint sich jene, je nach der Geschwindigkeit der realen Rotation, langsamer oder rascher um das ruhende Ich herumzudrehen. Wenn die Drehgeschwindigkeit ein bestimmtes Ausmaß überschritten hat, dann sind Einzelheiten nicht mehr erkennbar, alles erscheint verwaschen.

Nach dem Stoppen der realen Rotation scheint der geschlossene Kasten, gewissermaßen fix mit dem Körper verbunden, jede Bewegung im Sinne der bestehenden CV mitzumachen. Dies entspricht dem optischen *Lindnerphänomene*. Blickt man durch den geöffneten Kasten nach außen, dann kann etwas Merkwürdiges eintreten, was Mach zutreffend folgendermaßen beschreibt: „*Es sieht so aus, als ob der sichtbare Raum sich in einem zweiten Raume drehen würde, den man für unverrückt festhält, obgleich letzteren nicht das mindeste Sichtbare kennzeichnet.*“ Es macht also der ganze Sehraum das *Lindnerphänomen* mit. Oft kommt es aber ganz anders: die CV bricht plötzlich ab und die Sehdinge scheinen sich in der umgekehrten Richtung zu bewegen oder aber, was recht häufig der Fall sein kann, alle Bewegungswahrnehmungen erlöschen. Dies ist die eine Seite der Erscheinungen, welche man dem sog. „*Augenschwindel*“ zuzurechnen hat.

Es sind bisher Fälle beschrieben worden[1], wo der ganze Sehraum und Tastraum alle jene Bewegungen mitzumachen scheint, wie sie durch die CV charakterisiert sind; gleichzeitig aber wurde darauf aufmerksam gemacht, daß die CV verschwinden kann und die scheinbare Bewegung ganz auf den Sehraum oder Tastraum übertragen werden kann. Wir haben keinen Grund, daran zu zweifeln, daß alle diese Phänomene auf die gleiche Ursache zurückzuführen sind wie die CV allein, daß sie also die direkte Folge der Vestibularisreizung sind[2].

Neben den beschriebenen Tatsachen gibt es aber noch eine ganz andere Erscheinungsweise des „Augenschwindels“, welche eine ganz andere Grundlage hat. Es handelt sich um jene *Scheinbewegungen der Sehdinge*, die wir wohl zweifellos mit dem durch die Vestibularisreizung *reflektorisch ausgelösten Augennystagmus in Zusammenhang* bringen dürfen. Diese Scheinbewegungen wären demnach nicht als eine direkte, sondern erst als eine *sekundäre Folge der Vestibularisreizung* auf dem Wege über den Nystagmus anzusehen. Zur Klarstellung dieser Erscheinungen

[1] Hier sind natürlich alle jene Verhältnisse, wo tatsächliche Bewegungen existieren, außer acht gelassen.

[2] Eine mögliche Beeinflussung der CV durch den gleichzeitig bestehenden Nystagmus ist dadurch nicht ausgeschlossen. Daran ist schon deshalb zu denken, weil man durch rasche willkürliche Blickwendungen kurzdauernde CV auslösen kann. Außerdem kann eine bestehende CV durch willkürliche Blickwendung im Sinne der raschen Phase des gleichzeitig bestehenden Nystagmus vorübergehend verstärkt, durch Blickwendung im Sinne der langsamen Nystagmusphase vorübergehend abgeschwächt werden [Bárány; M. H. Fischer u. E. Wodak: Z. Hals- usw. Heilk. **3**, 198 (1922)]. Diese Tatsachen deuten wohl auf Wechselbeziehungen zum Augenmuskelapparat.

ist es zunächst von besonderem Werte, die Bewegungen eines (durch Fixation einer vertikal und median erscheinenden Leuchtlinie aufgenommenen) Nachbildes im Dunkeln oder unter speziellen Bedingungen zu verfolgen. Derartige von Dittler[1] inaugurierte Versuche sind dann von Köllner[2], Kreidl und Gatscher[3], Göthlin[4], M. H. Fischer und Kornmüller[5] fortgesetzt und weiter ausgebaut worden.

Es möge hier kurz ein Versuch geschildert werden, der alle jene Erscheinungen umfaßt, die schließlich ein sehr geübter Beobachter sehen kann, aber nicht unter allen Umständen sehen muß. Es können hier nicht alle Modifikationsmöglichkeiten (vgl. dazu speziell die sorgfältige, ausführliche Arbeit von G. R. Göthlin) besprochen werden. Die Versuchsbedingungen seien die oben vorausgesetzten, und zwar eine Linksdrehung mit der linken Schulter voran.

Sofort mit Drehbeginn scheint das Nachbild nach rechts von der scheinbaren Medianen auszuweichen, was man als *Seitendeviation des Nachbildes* bezeichnet (Dittler, Kreidl und Gatscher, Göthlin). Diese Deviation bleibt aber für gewöhnlich nicht kontinuierlich; es kann den Eindruck erwecken, als würde das Nachbild in einem bestimmten Rhythmus verschwinden und wieder auftauchen. Man kann aber sehr bald sehen, daß diese *Diskontinuitäten* dadurch

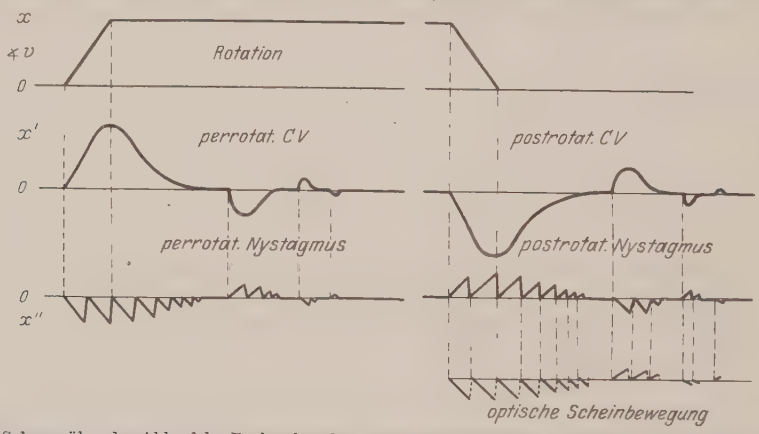


Abb. 184. Schema über den Ablauf der Drehwahrnehmungen und des Nystagmus während und nach einer Rotation. Anfangsbeschleunigung und Endverzögerung der Rotation sind gleich gedacht; zwischen beiden liegt eine langdauernde gleichmäßige Rotation. Werden nach dem Rotationsende die Augen geöffnet, so treten in Abhängigkeit vom postrotatorischen Nystagmus egozentrisch bestimmte Scheinbewegungen der Sehdinge auf.

hervorgerufen sind, daß das Nachbild sehr rasche, rhythmische Bewegungen gegen die scheinbare Mediane macht, ohne sie jedoch zu erreichen, und dann wieder langsam seitlich ausgleitet. Diese *Nachbildbewegungen*[6] halten eine gewisse Zeit lang an — diese hängt von der Drehbeschleunigung am Anfange der Rotation ab —, nehmen dann allmählich an Raschheit und Amplitude ab, bis sie endlich verschwinden. Dann bleibt das Nachbild noch eine gewisse Zeit in mehr oder weniger ausgesprochener Seitendeviation stehen, die endlich auch zurückgeht; schließlich erscheint das Nachbild ruhig und median. Es können sich dann noch während der andauernden gleichmäßigen Rotation im Zusammenhange mit dem rhythmischen Auspendeln der vestibulären Erregungen (vgl. Abb. 184) Verlage-

[1] Dittler, R.: Z. Sinnesphysiol. **52**, 274 (1921).

[2] Köllner, H.: Klin. Wschr. **2**, 482 (1923) — Arch. Augenheilk. **93**, 130 (1923).

[3] Kreidl, A., u. S. Gatscher: Mschr. Ohrenheilk. **57**, 683 (1923).

[4] Göthlin, G. R.: Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.) **46**, 313 (1925) — Nova acta reg. Soc. Upsal. Vol. extr. ord. ed. Upsala 1927.

[5] Fischer, M. H. u. A. E. Kornmüller: Noch nicht veröffentlichte Versuche; vgl. z. T. M. H. Fischer (1928).

[6] Diese Bewegungseindrücke haben, wie sich v. Kries ausdrückt, eine *egozentrische Bestimmung*, mit anderen Worten, es ändert sich die egozentrische Lokalisation des Nachbildes während des Bewegungseindruckes.

rungs- und Bewegungserscheinungen des Nachbildes anschließen; die Details darüber vgl. M. H. Fischer (1928). Wird nun die Rotation abgebrochen, dann deviiert das Nachbild in unserem Falle nach links und führt rasche Ruckbewegungen nach rechts aus. Immer ist die langsame Bewegung nach links eindrucksvoller. Die raschen Ruckbewegungen können der Beobachtung überhaupt entgehen; dann scheint das Nachbild immer langsam nach links zu gleiten, plötzlich zu verschwinden, links neben der scheinbaren Medianen wieder aufzutauchen, wieder nach links auszugleiten und so fort. Im übrigen entspricht der ganze Ablauf dieser Phänomene jenem während der gleichförmigen Rotation.

Diese Bewegungserscheinungen des Nachbildes sind aber nicht nur im Dunklen, sonst nicht bezeichnetem Sehfeld zu sehen, sondern auch in besonders schöner Weise in folgender Modifikation. Man bietet der Versuchsperson einen auf dem Drehstuhle montierten merkpunktlosen weißen Schirm, der geeignet beleuchtet ist, und verhindert z. B. durch Überwerfen eines Leintuches oder durch einen Kasten den Ausblick auf andere Dinge. Wenn dann die Versuchsperson nicht fixiert und möglichst nicht konvergiert, sondern interesselos in die Ferne sieht, dann erscheinen die Bewegungen des dunklen Nachbildes auf hellem Grunde sehr eindrucksvoll. Fixation und Konvergenz kann jene Bewegungen zwar nicht ganz aufheben, aber doch sehr stark hemmen.

Vergleicht man nun die beschriebenen Nachbildbewegungen mit dem gleichzeitig bestehenden perrotatorischen bzw. postrotatorischen Nystagmus[1], so läßt sich mit großer Sicherheit feststellen, daß das Nachbild dann in Seitenstellung erscheint, wenn sich das Auge in Seitenstellung befindet. Das Nachbild wird dann in gleitender langsamer Bewegung gesehen, wenn das Auge die langsame Nystagmusphase zeigt, und die raschen Ruckbewegungen des Nachbildes werden dann wahrgenommen, wenn die rasche Nystagmusphase abläuft. Den tatsächlichen nystagtischen Bewegungen der Augen im objektiven Raume entsprechen also qualitativ gleiche Bewegungserscheinungen des Nachbildes im subjektiven Sehraum. Es wären also die *Bewegungserscheinungen des Nachbildes* als das *subjektive Äquivalent des Nystagmus* anzusehen. Göthlin nennt darum diese Bewegungserscheinungen des Nachbildes geradezu „inneren Nystagmus".

Es dürfte darum wohl kaum zu bezweifeln sein, daß diese subjektiven Bewegungserscheinungen ihre Ursache in dem Nystagmusvorgange haben oder ihm wenigstens zugeordnet sind. Auf nähere Einzelheiten kann hier nicht eingegangen werden.

Neben diesen, vom Nystagmusvorgange herstammenden, egozentrisch bestimmten Bewegungseindrücken zeigt aber das *Nachbild* während einer CV *noch das* schon oben beschriebene *Lindnerphänomen*: es scheint sich mit dem Körper fix verbunden im Sinne der CV mitzudrehen[2].

Diese *Nachbildbeobachtungen liefern* nun den *Schlüssel zum Verständnisse der durch den Nystagmus erzeugten Scheinbewegungen der Sehdinge.* Der Beobachter werde in einem beleuchteten, sich mitdrehenden Kasten — vgl. oben — gedreht, ca. 60 cm vor dem Beobachter stände ein vertikal und median erscheinender Stab, der andauernd fixiert werden soll. Mit Rotationsbeginn scheint der Stab der Drehung vorauszueilen, er erscheint nicht mehr median. Diese Änderung der egozentrischen Lokalisation ist das subjektive Äquivalent der langsamen Nystagmusphase und entspricht der erwähnten Seitenstellung des Nachbildes. Daß der Stab im Sinne der CV und nicht wie das Nachbild entgegen dem Sinne der CV abgewichen erscheint, hängt, da es sich ja diesmal um Außenobjekte handelt, mit der Abbildung auf der Netzhaut zusammen. Bewegungserschei-

[1] Diese ausgezeichneten, *eindeutigen* Benennungen stammen von Buys: Rev. d'Oto-Neuro-Ocul. **2**, 641, 721 (1924); **3**, 10, 105 (1925). Perrotatorisch bedeutet *während* der Rotation, postrotatorisch *nach* der Rotation.

[2] Solche Bewegungseindrücke könnte man, wie es z. B. v. Kries tut, als „*absolute*" bezeichnen.

nungen des Stabes nach Art rhythmischen Hin- und Herpendelns, wie beim Nachbilde, sind für gewöhnlich nicht zu sehen; speziell die rasche Nystagmusphase erweißt sich also in diesem Falle in der Regel als optisch-sensorisch unwirksam. Das scheinbare Vorauseilen des Stabes wird im Verlaufe der gleichmäßigen Rotation immer geringer, bis der Stab endlich wieder median erscheint. Anschließend können sich entsprechend dem pendelnden Ablauf des perrotatorischen Nystagmus noch geringfügige ähnliche Abweichungen des Stabes von der scheinbaren Medianen in gesetzmäßiger Weise bemerkbar machen.

Nach dem raschen Abbrechen der Rotation scheint der Stab rasche Bewegungen entgegen dem Sinne der CV auszuführen, die aber nicht deutlich sind; viel eindrucksvoller sind die langsamen scheinbaren Bewegungen desselben im Sinne der CV. Der Ablauf dieser Erscheinungen erfolgt im allgemeinen rasch. Wieder liegt hier ein *subjektives Abbild des postrotatorischen Nystagmus* vor. Es brauchte nicht nochmals erwähnt zu werden, daß der Stab auch das Lindnerphänomen mitmacht.

Die Erscheinungen nach der Rotation lassen sich besser beobachten, wenn man, dem Vorgange von Dittler[1] folgend, nach dem Anhalten eine median stehende, vertikale *Leuchtlinie* betrachtet. Ein solcher Versuch nach einer Linksrotation mit geschlossenen Augen sei kurz qualitativ beschrieben[2]. Nach dem Öffnen der Augen sieht man die Leuchtlinie deutlich und relativ langsam von links nach rechts wandern, wobei sie evtl. als ein diskontinuierliches, aus Streifen zusammengesetztes Band (Nachbilder!) erscheint; plötzlich verschwindet die Leuchtlinie, taucht in der Ausgangslage wieder auf und wandert neuerlich in ähnlicher Weise nach rechts. Dieser Bewegungseindruck kommt wohl während der langsamen Nystagmuskomponente nach links zustande; die rasche Komponente nach rechts macht sich einstweilen höchstens durch das zeitweise Verschwinden des Bildes bemerkbar. Später sieht man die langsamen gleitenden Bewegungen nach rechts noch deutlicher, gleichzeitig aber machen sich schon rasche Ruckbewegungen nach links durch ein helles, anfangs kontinuierliches, später diskontinuierliches Band bemerkbar. Die Unterschiede zwischen den beiden Phasen werden immer geringer, die Leuchtlinie scheint endlich nur mehr leicht hin und her zu pendeln, bis sie ganz ruhig gesehen wird. Dann kann sie aber immer noch das Lindnerphänomen zeigen.

Aus diesen Experimenten kann man ein Urteil über den „*Gesichtsschwindel*", d. h. über die Scheinbewegungen der Sehdinge nach einer (passiven oder aktiven) Rotation bekommen. Es ist wohl in der Regel so, daß die Scheinbewegungen entgegen der Richtung der vorausgegangenen realen Rotation als subjektives Äquivalent der langsamen Nystagmuskomponente erfolgen, weil sich die raschen Nystagmuskomponenten nicht immer optisch bemerkbar machen müssen. Doch ist letzteres nicht ausgeschlossen: dann führen die Sehdinge scheinbare Pendelbewegungen[3] aus, wobei aber meist ein deutlicher Geschwindigkeitsunterschied der Scheinbewegungen nach den beiden Richtungen merklich ist. Damit stimmen zahlreiche Autoren (Purkinje, Mach, Breuer, Hitzig, Bárány, Dittler u. a.) überein. Doch sind auch gegenteilige Meinungen (z. B. von Helmholtz, Delage u. a.) geäußert worden[4]. Es erscheint bei so verwickelten Problemen kaum möglich, solche gegenteilige Berichte grundsätzlich abzulehnen,

[1] Dittler, R.: Z. Sinnesphysiol. **52**, 274 (1921).

[2] Vgl. auch M. H. Fischer (1928).

[3] Diese Bewegungseindrücke werden durch starke Konvergenz und starre Fixation wesentlich beeinträchtigt (schon Purkinje bekannt); da durch solche aktive Eingriffe auch der Nystagmus stark gehemmt wird, deutet dies wieder darauf hin, daß offensichtlich der Nystagmus die Ursache ist.

[4] Literatur bei M. H. Fischer (1928).

da es schließlich nicht ausgeschlossen ist, daß bei gewissen Individuen die raschen Nystagmuskomponenten eindrucksvollere Bewegungserscheinungen erwecken könnten.

Am kompliziertesten sind die Verhältnisse *während der Rotation mit offenen Augen* und *stehendem, nicht homogenen Gesichtsfelde*, worüber die grundlegenden Untersuchungen vornehmlich von Purkinje (bei aktiven Drehbewegungen) stammen. Wird man am Drehstuhle zunächst ganz langsam z. B. nach links rotiert, so sieht man die Umgebung deutlich ohne merkliche „Scheinbewegung" so wie bei den Kopf-Körperdrehungen des gewöhnlichen Lebens, sieht aber natürlich auch, daß man rotiert wird. Dabei besteht ein Nystagmus der Augen mit der raschen Phase in der Drehrichtung, der langsamen Phase entgegen der Drehrichtung, dessen rasche Phase aber optisch-sensorisch ganz unmerklich bleibt; die langsame Phase verhindert, daß es während der Rotation zu einer Wanderung der dioptrisch erzeugten Bilder im Auge über die Netzhaut kommt. Man kann diesen Nystagmus geradezu als einen Kompensationsmechanismus zum Zwecke des unbehinderten, deutlichen Sehens auffassen. Daß dieser Mechanismus zunächst so vollkommen arbeitet, ist darauf zurückzuführen, daß der Nystagmus unter diesen Bedingungen nicht allein vestibulär, sondern vor allem optokinetisch ausgelöst ist. Wird nun zunehmend rascher rotiert, so fällt auf, daß man in der rechten Gesichtshälfte (langsame Nystagmuskomponente) noch immer recht deutlich sieht, während das Sehen nach links schon sehr viel schwieriger ist und dort die Außendinge mehr und mehr verschwimmen. Ruckbewegungen der Sehdinge sind dabei nicht merklich. In diesem Stadium beginnt der genannte Kompensationsmechanismus bereits zu versagen. Schließlich *verschwimmen* bei noch rascherer Rotation die Sehdinge vollkommen, sie scheinen zu breiten Bändern (Nachbildern!) auseinandergezogen. Dabei kann immer noch CV nach links bestehen. Endlich *vermeint man* bei andauernder gleichmäßiger Rotation *stille zu stehen* und *alles scheint sich verschwommen mit großer Geschwindigkeit nach rechts um uns herum zu drehen.* An Stelle der CV tritt also ein egozentrisch bestimmter Bewegungseindruck der Sehdinge: eine eigenartige sehr belustigende „Täuschung".

Wenn man nun auch die beschriebenen Bewegungswahrnehmungen besonders dann, wenn sie den Charakter von Täuschungen haben, recht allgemein als „Drehschwindel", „Gesichtsschwindel" und als „Tastschwindel" bezeichnet hat, so müssen wir doch darauf hinweisen, daß unter den genannten Bedingungen — fixierter Kopf, Kopfhauptlage, Anfangsbeschleunigung und Endverzögerung, sonst gleichmäßige Rotation — eigentlich ein „Schwindelgefühl" für gewöhnlich gar nicht besteht. Das will heißen, daß hier offenbar Bedingungen fehlen, die zu Schwindel führen, daß die Bewegungstäuschungen *allein* nicht genügen. Doch gibt es genug Möglichkeiten, durch passive, in gleicher Weise aktive Rotation typischen Schwindel zu erzeugen.

Wenn knapp nach dem Anhalten einer, unter obigen Vorsichtsmaßregeln vorgenommenen, Rotation die *Lage des Kopfes* zur lotrechten Rotationsachse brüsk *geändert* wird, dann tritt regelmäßig heftiger Schwindel auf. Durch eine solche Lageänderung des Kopfes tritt zunächst — es seien geschlossene Augen vorausgesetzt — eine charakteristische Änderung der scheinbaren Richtung der CV auf, die Purkinje, auf seinen grundlegenden Untersuchungen fußend, folgendermaßen formuliert hat: „Der Durchschnitt des Kopfes (als einer Kugel), um dessen Achse die erste Bewegung geschah, bestimmt die Schwindelbewegung bei jeder nachmaligen Lage des Kopfes unveränderlich." Mach, Breuer, Aubert-Delage bestätigten die Richtigkeit dieses Gesetzes. M. H. Fischer und Wodak konnten, auf ihren Untersuchungen weiterbauend, diese Regel folgendermaßen

festlegen: „Wie jeder Bogengang im Kopfe eine gegebene Lage hat, so ist auch die diesem Bogengange zugehörige Drehempfindung bezüglich ihrer scheinbaren Ebene und ihrem Sinne nach fix mit dem Kopfe verknüpft und geht bei jeder Kopfstellungsänderung mit dem Kopfe im gleichen Ausmaße mit.“ In eigenartiger Weise tritt alsbald zu dieser sog. *Purkinje*-CV — bei geeigneten Kopflagen kann hier in verschiedenen Modifikationen die Wahrnehmung auftreten, als würde man wie ein Rad um eine horizontale oder schiefe Achse kollern[1] — die ursprüngliche, horizontale CV hinzu und der pendelnde Ablauf beider erfolgt unabhängig voneinander; es können deshalb rein horizontale, rein vertikale CV oder Kombinationen beider vorkommen (M. H. Fischer und E. Wodak).

Nun ändert nach bekannten Gesetzen unter solchen Umständen der Augennystagmus seine Richtung in bezug auf den Kopf nicht, auch er geht mit dem Kopfe mit. Diese Erkenntnis klärt einfach die hier herrschenden optischen Scheinbewegungen. Ein einfaches Beispiel dürfte die beste Erläuterung geben: Nach Abbrechen einer Rotation nach links (Kopf zentrisch, fixiert, horizontales Bogengangspaar rektangulär zur senkrechten Drehachse gestellt) besteht zunächst eine horizontale CV nach rechts; der Kopf werde nun um 90° nach der rechten Schulter geneigt und hier neuerlich festgehalten: es entsteht eine CV nach vorne unten, man vermeint, sich wie ein Rad von oben nach unten zu drehen. Der Nystagmus ist in bezug auf den Kopf — ebenso auch die CV! — der gleiche geblieben, schlägt aber im Raume nunmehr lotrecht von oben nach unten. Ein in Normalstellung des Kopfes aufgenommenes vertikales Nachbild erscheint nunmehr angenähert[2] horizontal und scheint langsame Bewegungen nach oben und rasche Bewegungen nach unten auszuführen. Bei offenen Augen machen die Sehdinge langsame Scheinbewegungen nach unten und rasche nach oben, also auch in vertikaler Richtung. Auch das Lindnerphänomen erfolgt vertikal, wenn es ausgeprägt ist: der ganze Sehraum scheint sich mit uns wie ein Rad von oben nach unten drehend in einem zweiten unsichtbaren Raume zu bewegen. Auf den innigen Zusammenhange des Lindnerphänomens mit der CV wurde ja schon hingewiesen. Im späteren Verlaufe des Versuches, wenn dann noch horizontale CV hinzutreten, können sich die Erscheinungen wesentlich komplizieren.

Sehr bemerkenswert und äußerst unangenehm sind die Erscheinungen des „*Tastschwindels*“ bei genanntem Versuche. Der ganze Drehstuhl scheint sich, wenn die vertikale CV nach der Lageänderung des Kopfes auftritt, mit uns wie ein Rad zu drehen; das ist das Analogon des Lindnerphänomens. Greift man aber z. B. nach einer Wand, dann kann es vorkommen, daß die CV plötzlich abbricht und man das beängstigende Gefühl erhält, es würde die Wand plötzlich auf uns losstürzen. Die Scheinbewegung der getasteten Gegenstände erfolgt hier wieder im umgekehrten Sinne als die CV.

Der Modifikationen dieser belehrenden, aber sehr peinlichen Versuche gibt es sehr viele; schon Purkinje hat manche davon beschrieben. Es hängt alles davon ab, in welcher Lage der Kopf während der Rotation (Drehbewegung) gehalten wird und in welche Lage er nach dem Anhalten überführt wird.

Es tritt aber bei solchen Versuchen noch etwas, unseres Erachtens für das Zustandekommen des Schwindels sehr Wesentliches auf, was auch schon Purkinje bekannt war. Wenn diese vertikalen CV beginnen, dann herrscht ein *sehr beängstigendes Fallgefühl*. Dieses hat in der Tat eine reale Grundlage; es kommt, wenn Kopf und Körper nicht irgendwie festgehalten wird, unter Umständen zu einem sehr raschen und intensiven Hinstürzen genau entgegen der schein-

[1] Nähere Angaben darüber vgl. M. H. Fischer (1928).

[2] Das Nachbild erscheint unter diesen Bedingungen nicht genau horizontal, was mit der Gegenrollung der Augen und anderen Faktoren zusammenhängt.

baren Richtung der CV; das ist im oben diskutierten Beispiele nach hinten unten. Selbstredend bestehen die Innervationen zu dieser „*Fallreaktion*", wie sie von M. H. Fischer und Wodak genannt wurde, auch dann, wenn das Hinstürzen vermieden wird. Die Genese dieser Erscheinungen konnte bis jetzt nicht völlig klargelegt werden; zu bemerken ist nur die phänomenologische Parallelität der Purkinje-CV und der Fallreaktion nach der Kopfstellungsänderung. Es konnte bisher keine Fallreaktion ohne Purkinje-CV nachgewiesen werden, was möglicherweise auf eine ursächliche Verknüpfung hinweist. Nach einer Rotation kann eine Purkinje-CV und eine Fallrekation nur dann hervorgerufen werden, wenn der Kopf in den ersten Sekunden nach dem Stoppen rasch in eine von der Ausgangslage erheblich abweichende Lage gebracht wird und die Endverzögerung der Rotation ziemlich groß war.

Eine weitere Begleiterscheinung der Fallreaktion und Purkinje-CV ist eine gelegentlich sehr heftige und langanhaltende *Nausea* mit den typischen vegetativen Erscheinungen. Die Frage nach der Ursache dieser Nausea ist mit jener nach der Ursache der Fallreaktion eng verknüpft.

Inwieweit wir die geschilderten Symptome beim Purkinjeschen Versuche als notwendig für das Auftreten des hier immer herrschenden Schwindels ansehen zu glauben dürfen, wird noch zu diskutieren sein.

Es mögen nun noch übersichtlich jene etwas komplizierteren Verhältnisse betrachtet werden, wo es sich um *Rotationen mit* einer sog. „*Kopfnebenlage*" (nach M. H. Fischer und Wodak) handelt, im übrigen der Kopf zentrisch fixiert ist, die Rotation mit einer bestimmten Anfangsbeschleunigung einsetzt, mit der gleichen Endverzögerung aufhört und sonst gleichmäßig verläuft. Solche Nebenlagen sind dadurch ausgezeichnet, daß nicht ein bestimmtes Bogengangspaar zur lotrechten Drehachse rektangulär steht. Es werden demgemäß durch Änderungen der Winkelgeschwindigkeit nach dem Machschen Kosinussatze Endolymphströmungen in mehr als zwei Bogengängen, evtl. in allen sechs hervorgerufen.

Unter solchen Umständen — es sei z. B. angenommen, der Kopf wäre aus der aufrechten Stellung um 90° vorgebeugt — können während der Rotation horizontale CV auftreten; es kann aber vorkommen, daß man schon während der realen Rotation den Eindruck hat, als würde man um schiefe Achsen gedreht (Aubert-Delage). Da gibt es ja nach der Lage des Kopfes verschiedene Modifikationen. Sehr deutlich aber treten CV um scheinbar schiefe Achsen während des pendelnden Ablaufes der CV speziell *nach* der Rotation auf (M. H. Fischer und E. Wodak). Es sind eigenartige „Täuschungen", die da vorherrschen. Man kann nun diese CV um scheinbar schiefe Achsen als Kombinationen von horizontalen und vertikalen auffassen, und gute Beobachter können dann die Dauer der einzelnen Komponenten angeben. Dabei stellt sich heraus, daß horizontale und vertikale CV völlig unabhängig voneinander auspendeln, die vertikalen immer kürzer sind und früher erlöschen. Das kann zu mannigfachen Schlußfolgerungen Anlaß geben.

Während einer solchen Rotation besteht nun ein sog. *rotatorischer Nystagmus*[1]; handelt es sich um eine Rechtsdrehung, dann führen die Augen anfangs während der Rotation eine langsame drehende Bewegung mit den Stirnpolen der Hornhäute nach links und eine rasche nach rechts aus. Hat die Versuchsperson vor der Rotation bei aufrechter Kopfhaltung ein vertikales Nachbild aufgenommen, dann macht dieses während des Nystagmus langsame drehende Bewegungen mit dem Stirnpole nach links und rasche nach rechts; dabei erscheint das Nachbild immer mit dem Stirnpole nach links gedreht. Auch hier bilden also die Nachbildbewegungen wieder das subjektive Äquivalent des rotatorischen Nystagmus.

[1] Der Nystagmus ist nicht immer ein rein rotatorischer, sondern mehr oder weniger ein gemischter: horizontal-rotatorischer; das hängt von der Kopflage ab, mit welcher rotiert wird. Danach richten sich auch die Bewegungen des Nachbildes.

Da nach dem Anhalten der realen Rotation der rotatorische Nystagmus in umgekehrtem Sinne — in unserem Falle mit den Stirnpolen der Hornhäute nach links während der raschen Phase — schlägt, erscheinen die Nachbildbewegungen nun auch in dieser Richtung (vgl. dazu auch die sorgfältigen Ausführungen von G. F. Göthlin). Es braucht kaum noch erwähnt zu werden, daß das Nachbild außerdem immer mehr oder weniger deutlich das Lindnerphänomen zeigt, welches ja von der CV bestimmt erscheint.

Aus diesem Verhalten ergeben sich nach den vorausgegangenen Ausführungen leicht die Erscheinungen beim Betrachten einer horizontalen, körperlängsparallelen Leuchtlinie nach dem Anhalten der Rotation. Die Leuchtlinie macht deutlich ausgesprochene langsame Scheindrehungen mit dem Stirnpole nach links von allmählich abnehmender Amplitude und scheint immer mit dem Stirnpole schief nach links zu stehen; nach rechts erfolgen scheinbare rasche Drehbewegungen, die aber nicht bis zur scheinbaren Körperlängsparallelen hinführen. Diese raschen Bewegungen führen zu Nachbilderscheinungen, welche den Eindruck eines lichten Kometen machen (vgl. Abb. 185). Diese *Scheinbewegungen* hören ebenso wie die scheinbare Schiefstellung *der Leuchtlinie* mit dem Abklingen des Nystagmus auf. Unabhängig davon ist das Lindnerphänomen. Es ist klar, daß die Scheinbewegungen aller Sehdinge unter obigen Verhältnissen in ganz analoger Weise stattfinden wie die Scheinbewegungen der betrachteten Leuchtlinie.

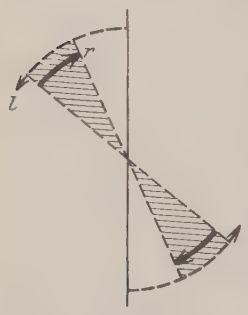


Abb. 185. Scheinbewegungen einer körperlängsparallelen Leuchtlinie während eines rotatorischen Nystagmus nach links. Die Stirnpole der Augen drehen sich langsam nach rechts und rasch nach links zurück. Die Leuchtlinie macht dagegen langsame Scheindrehungen mit dem Stirnpole nach links und rasche nach rechts, wobei sie zu einem lichten Kometen auseinandergezogen erscheint. Dabei erscheint die Leuchtlinie mit dem Stirnpole nach links abgewichen.

Der „*Tastschwindel*“ macht sich nach Rotationen in Kopfnebenlagen in der üblichen Weise geltend; der ganze Drehstuhl scheint die Bewegungen, wie sie der CV entsprechen, mitzumachen (Lindnerphänomen). Da die CV oft um wechselnde, scheinbar schiefe Achsen erfolgen, kann man oft den Eindruck von eigenartigen Schaukelbewegungen erleben, welche die Sitzfläche mitmacht. Auch sonst können mit dem Drehstuhle nicht unmittelbar zusammenhängende Dinge, die gefaßt werden, diese Scheinbewegungen mitmachen. Endlich können diese Scheinbewegungen, wobei man selbst in Ruhe zu sein glaubt, allein die getasteten Dinge, z. B. Wände betreffen. Diese scheinen dann eigenartige, wellenförmige Schwankungen auszuführen.

B. Rotationen mit freigegebenem und willkürlich bewegtem Kopfe.

Bei den bisher besprochenen Versuchen kamen praktisch nur zwei Reize in Betracht: die Anfangsbeschleunigung und Endverzögerung der Rotation als Veränderungen der Winkelgeschwindigkeit, die im ganzen Verlaufe der Rotation gleichblieb. Bei Rotationen mit freigegebenem Kopfe, noch mehr bei Willkürbewegungen desselben, liegen die Verhältnisse grundsätzlich anders. Es kommt nämlich unter solchen Bedingungen auch *während der gleichmäßigen Rotation* zu *andauernden Bogengangsreizungen*. Zur Klarstellung diene ein Beispiel.

Wenn der Kopf zunächst ruhig gehalten wird, dann entstehen in den einzelnen Bogengängen infolge der Anfangsbeschleunigung Endolymphströmungen, die nach dem Machschen Cosinussatze eine Funktion der Lage der einzelnen Bogengänge zur Drehachse sind. Stehen z. B. die horizontalen Bogengänge rektangulär zur Drehachse, dann sind in diesen die Endolymphströmungen am stärksten, in den vertikalen, achsenparallelen Bogengängen dagegen Null. Diese Endolymphströmungen kommen kurze Zeit nach dem Ablaufe der Anfangswinkelbeschleunigung infolge der Reibung der Endolymphe in den engen häutigen Kanälen zum Stillstand. Wenn man nun in diesem Moment durch Lageänderung des Kopfes z. B. ein vertikales Bogengangspaar rektangulär zur Rotationsachse stellt, dann kommt dieser

Vorgang für genanntes vertikales Bogengangspaar einer Drehbeschleunigung gleich; deren absolute Größe hängt natürlich von der Winkelgeschwindigkeit der Rotation und der Zeit ab, in welcher das vertikale achsenparallele Bogengangspaar achsenrektangulär gestellt wird. Gleichzeitig werden aber die ursprünglich achsenrektangulären horizontalen Bogengänge durch die Lageänderung des Kopfes achsenparallel gestellt und so der Rotation gewissermaßen entzogen; d. h. also sie unterliegen gleichsam einer Drehverzögerung bis auf Null; es kommt in ihnen daher infolge der Trägheit zu einer Endolymphströmung in umgekehrtem Sinne. Aus diesen Erörterungen geht, anscheinend mit genügender Klarheit, hervor, daß man durch geeignete Kopfbewegungen (am besten sog. *Schlingerbewegungen*) auch während einer gleichmäßigen Rotation ständig sämtliche Bogengänge physikalischen Reizen unterwerfen kann.

Bei Rotationen mit nicht fixiertem, freigegebenen Kopfe liegen im Prinzip ähnliche Verhältnisse vor; der Unterschied ist nur ein quantitativer. Es gelingt nämlich bei einigermaßen rascher Rotation nicht, den Kopf ruhig zu halten, er gerät unwillkürlich oder sogar gegen unseren Willen in mehr minder ausgesprochene Schlingerbewegungen.

Die willkürlichen oder unwillkürlichen Schwankungen des Kopfes bringen nun, weil der Kopf dadurch in wechselnd exzentrische Lagen kommt, Faktoren mit sich, die nun nicht mehr übersehen werden dürfen: die *Zentrifugalbeschleunigung* und die in ihrer Richtung ständig wechselnde *Progressiv-* bzw. *Peripheriebeschleunigung*. Deren absolute Größe wechselt ceteris paribus mit der Achsendistanz des Kopfes (vgl. R. Lorente de Nò, 1925—1928); auch darin liegen ständige Reizmomente. Über die hier in Betracht kommenden Receptoren kann eine genügend begründete Aussage kaum gemacht werden[1].

Kurz, die Eigenart *dieser Rotationsmethode* besteht darin, daß der *Vestibularapparat* sich in einem *andauernd wechselnden Reizzustande* befindet. Dadurch erklärt sich auch die besondere Wirksamkeit dieser Reizmethode, die ausnahmslos zu einem sehr heftigen typischen Schwindel führt.

Die *Drehwahrnehmungen* (CV), die unter solchen Bedingungen auftreten, sind sehr mannigfaltig. Man könnte sie am besten mit einem *starken Schaukelgefühle* vergleichen: es ist so ähnlich, als wenn man sich auf einem Schiffe bei stürmischer See befände. Eine detailliertere Analyse dieser CV gelingt nicht. Das darf schließlich nicht wundern, wenn man bedenkt, daß die fortwährend in ihrer scheinbaren Drehungsachse wechselnden Purkinje-CV, von denen ja jede einzelne Anlaß zu einem pendelnden Ablaufe geben kann, wohl zu zentral-nervösen Interferenzvorgängen führen müssen.

Es ist von Interesse, daß es bei dieser Methode *nicht zum Auftreten eines distinkten Nystagmus kommt*, was sich nicht schwer verstehen läßt. Ständig aber herrscht ein sehr *beängstigendes Fallgefühl*, das auch eine objektive Grundlage hat. Es ist die obenerwähnte „*Fallreaktion*", die sich hier in wechselnder Weise auswirkt. Man sieht, wie die Versuchsperson oft hin- und hergeschleudert wird und wie besonders oft der Kopf ihrem Willen entgleitet. Kein Wunder, daß durch derartige Rotationen auch eine *sehr heftige Nausea*, die bis zu schwerem Erbrechen führen kann, ausgelöst werden kann. Diese Methode wurde deshalb von M. H. Fischer[2] zur experimentellen Prüfung der Seekrankheit verwendet.

Nach der Rotation kann immer noch eine Zeitlang heftiger Schwindel und, die Rotation ohnehin immer erheblich überdauernde, Nausea vorherrschen. Es ist auch hier kaum möglich, CV von bestimmten Richtungen zu erkennen; Nystagmus fehlt in der Regel und mit ihm die obenerwähnten egozentrisch bestimmten Scheinbewegungseindrücke der Gegenstände des Gesichtsfeldes. Ein Lindnerphänomen ist nicht deutlich. Auch „Tastschwindel" ist unsicher. Gleichgewichtsstörungen sind verschieden ausgesprochen, fehlen aber nie ganz.

---

[1] Vgl. dazu M. H. Fischer: Die Seekrankheit. Dies. Handb., dies. Bd. S. 495.

[2] Fischer, M. H.: Med. Klin. **23**, Nr 50 (1927) — Klin. Wschr. **7**, 1079 (1928) — Z. exper. Med. **61**, 608 (1928).

An dieser Stelle ist noch zu erwähnen, daß bei den sog. „Schraubenstürzen" mit Flugzeugen ein sehr heftiger Schwindel vorkommen kann (van Wulfften-Palthe [1923]), der evtl. Veranlassungen zu Unglücksfällen geben kann. Es kommt infolge großer Winkelbeschleunigungen zum Auftreten vertikaler Purkinje-CV mit gleichzeitig einsetzenden „Fallreaktionen".

C. Exzentrische Rotationen auf der Zentrifuge.

Es ist zunächst gewiß, daß Winkelbeschleunigungen auch bei Rotationen in exzentrischen Lagen zu CV führen (Purkinje, Mach, Breuer, Kreidl, v. Stein u. a.), die dann die üblichen Konsequenzen haben können. Es ist interessant, daß v. Stein schon vor 1908 an Labyrinthkranken nach Zentrifugenrotationen den pendelnden Ablauf der CV gefunden hat; v. Stein versuchte sogar eine messende Charakteristik und verwendete dazu eine einfache Vorrichtung, das sog. „Autokinemeter". Wie M. H. Fischer feststellen konnte, finden sich aber nach exzentrischen Rotationen (oft schon während der Rotation selbst) häufig nicht rein horizontale CV, sondern kombinierte. Außerdem herrschen nicht selten Wahrnehmungen von geradlinigen Bewegungen („Linear-Vektionen" = LV) vor. Diese Probleme harren noch genauerer Untersuchungen.

Mach konnte mit seinem drehbaren Kasten sehr deutlich LV in folgender Weise erzielen. Wenn auf dem in gleichförmiger Rotation befindlichen Balken die auf einem Wägelchen sitzende Versuchsperson gegen die Rotationsachse geschoben wurde, dann vermeinte sie nach rückwärts zu fahren[1]. Dies rührt daher, daß sie durch einen solchen Vorgang tatsächlich einer Progressivverzögerung unterworfen wird; die Annäherung an die Rotationsachse bedeutet nämlich eine Abnahme der Peripheriegeschwindigkeit, die immer an der Peripherie des durchlaufenen Kreises tangential angreifend zu denken ist. Bei Entfernung von der Rotationsachse gegen die Peripherie tritt das Umgekehrte ein: die Versuchsperson vermeint vorwärts zu fahren. Bei den genannten Versuchen ist immer eine Rotation der Drehscheibe im Sinne des Uhrzeigers vorausgesetzt, wobei die Versuchsperson so sitzt, daß sie mit dem Gesicht voran gedreht wird.

Während exzentrischer Rotationen auf Zentrifugen treten aber noch eigenartige „*Lagetäuschungen*" auf, die während der ganzen Rotationsdauer — auch wenn die Rotation gleichförmig ist — bestehen bleiben; darum können sie nicht von Winkelbeschleunigungen abhängen. Ihre Ursache liegt in der Zentrifugalkraft. Man vermeint von der Rotationsachse weg nach außen geneigt zu sein (Purkinje, Mach, Tomasewicz, v. Stein, Breuer, Kreidl, M. H. Fischer u. a.). Auch der Kasten, in dem man sitzt, um optokinetische Einflüsse bei offenen Augen auszuschalten, scheint in der gleichen Weise mit geneigt zu sein. Ein mitrotierendes Pendel, das sich in die Richtung der Massenbeschleunigung (Resultierende von Zentrifugal- und Schwerebeschleunigung) einstellt, erscheint dagegen vertikal (Mach). Darum formuliert Mach, daß „man die Richtung der resultierenden Massenbeschleunigung empfindet und diese für die Vertikale hält". Kreidl[2] hat dann während solcher exzentrischer Drehungen eine Leuchtlinie „scheinbar vertikal" einstellen lassen und gefunden, daß die Leuchtlinie je nach der absoluten Größe der Zentrifugalkraft immer eine recht konstante Abweichung von der Lotrechten haben mußte, um vertikal zu erscheinen. Breuer und Kreidl[3] wiesen nach, daß die Zentrifugalkraft Augenrollungen um die Blicklinie auslöst. Die beiden Autoren brachten die Änderung der scheinbaren Vertikalen damit in Zusammenhang, ein Schluß, dessen volle Gültigkeit durch neuerliche Untersuchungen erst erwiesen werden müßte.

Es ist leicht verständlich, daß man in den Fällen, wo man schief zu sitzen glaubt, auch die rotierende Drehscheibe für nach außen geneigt halten kann

[1] Dies in einem Stadium, wo die durch die Winkelbeschleunigung verursachten CV schon erloschen waren.

[2] Kreidl, A.: Pflügers Arch. **51**, 119 (1892).

[3] Breuer, J. u. A. Kreidl: Pflügers Arch. **70**, 494 (1898).

(PURKINJE u. a.). v. STEIN versuchte die scheinbare Neigung der Zentrifuge mit seinem „Klisimeter" geradezu messend charakterisieren zu lassen. Hierher gehört auch die alte Beobachtung (MACH, v. CYON[1]), daß man beim Durchfahren von Eisenbahnkurven auch bei offenen Augen mit dem ganzen Eisenbahnwagen schief zu sein glaubt; es kann allerdings auch hier wieder vikariierend der Eindruck vorkommen, als würden sich (auf der konvexen Seite der Kurve) die Baumgipfel, Häuserdächer usw. von uns wegneigen.

Es kommen nun bei den Zentrifugendrehungen noch *eigenartige Täuschungen* vor, auf die besonders TOMASEWICZ[2] und v. STEIN aufmerksam gemacht haben. Man könnte sie etwa, wie dies geschehen, als „*Gefühlsschwindel*" bezeichnen. Wird man mit dem Kopfe gegen das Zentrum liegend rotiert, dann glaubt man die Füße werden lang und steigen in die Höhe, während der Körper schrumpft und hinunter zu hängen scheint. Öffnet man die Augen, dann scheinen die Füße höher zu liegen und die Wände schief auf uns niederzustürzen. Liegt der Kopf gegen die Peripherie, dann scheint der Körper lang zu werden und zu sinken, der Hals sich zu strecken, die Beine dagegen scheinen zu schrumpfen[3]. Es handelt sich hier zweifellos wieder um Effekte der Einwirkung der Zentrifugalkraft.

Wenn mit dem Anhalten der Rotation die Zentrifugalkraftwirkung aufhört, dann verschwinden alle diese Täuschungen allmählich. Es ist allerdings von geübten Personen zu beobachten, daß sie häufig zunächst ins Gegenteil umschlagen und dann auspendeln. Es läßt sich also auch hier unter Umständen ein rhythmischer Ablauf konstatieren (M. H. FISCHER).

Beim *Kurvenfliegen im Flugzeuge* sind die Verhältnisse ganz anders als bei Rotationen auf der Zentrifuge. Erfolgt eine Kreisbewegung wagrecht — rektangulär zur Schwerkraftrichtung —, dann stellt sich das Flugzeug zwangsläufig in die Richtung der aus Schwerkraft- und Zentrifugalkraft resultierenden Massebeschleunigung. Die Richtung der Kraft, mit der der Flieger auf den Sitz gedrückt wird, ändert sich in bezug auf den Sitz nicht; daher wird dem Flieger auch die tatsächliche Änderung seiner Lage zur Schwerkraftrichtung nicht bewußt, wenn das Sehen auf die Erde z. B. durch Wolken behindert ist. Sonst scheint die Erde eigenartig schief zu stehen[4]. Es nimmt aber die absolute Größe der resultierenden Massenbeschleunigung zu; dies findet häufig seinen Ausdruck darin, daß der Flieger zu steigen vermeint (VAN WULFFTEN-PALTHE). Etwas anders liegen die Verhältnisse bei der Ausführung vertikaler Schleifen („looping").

D. Geradlinige Bewegungen.

Es ist schon aus physikalischen Gründen einleuchtend, daß bei geeigneter Ausschaltung des Gesichtssinnes *nur Progressivbeschleunigungen zu Bewegungswahrnehmungen* führen. So vermag man im Zuge bei Vermeidung der Sicht nach außen in der Regel die Fahrtrichtung während der gleichförmigen Fahrt trotz der ständigen Erschütterungen nicht zu erkennen. Nur das Anfahren und Anhalten wird bemerkt, wenn es mit genügender Beschleunigung geschieht. Kommt es auf der Eisenbahn auch bei geschlossenen Augen gelegentlich zu Schwindel und Nausea, so sind daran wohl ausschließlich die Drehbeschleunigungen beim Durchfahren von Kurven mit ihren Konsequenzen schuld. Sind die Progressivbeschleunigungen bzw. -verzögerungen genügend groß, so können die LV auch einen pendelnden Ablauf zeigen (BÁRÁNY, M. H. FISCHER[5], LÖWY[6]).

[1] v. CYON, E.: Ohrlabyrinth. 1908. [2] TOMASEWICZ, A.: Dissert. Zürich 1877.

[3] Verwandte Erscheinungen lassen sich gelegentlich auch unter ganz anderen Umständen beobachten. Z. B. vermeint man nach dem Abwerfen längere Zeit getragener schwerer Lasten größer zu werden und ganz leicht zu sein.

[4] Vgl. auch F. NOLTENIUS: Arch. Ohrenheilk. **108**, 113 (1922).

[5] FISCHER, M. H.: Münch. med. Wschr. **1922**, 1883.

[6] LÖWY, P.: Z. Neur. **65**, 141 (1921).

Lotrechte Progressivbeschleunigungen kommen beim Fahren im Lift, Flugzeug und auf Schiff speziell bei den Dünungsbewegungen vor. Demgemäß entstehen auch hier LV. Dieselben können sich jedoch noch in anderer Weise bemerkbar machen. Man glaubt z. B., wenn ein aufwärtsfahrender Lift plötzlich stoppt, nicht nur nach unten zu fallen, sondern vermeint auch den Boden unter den Füßen zu verlieren; das kommt häufig auf See vor und wird von den Engländern „sensation of want of support" genannt. Diese Erscheinung gehört in die Kategorie des „Tastschwindels". Außerdem hat man dabei nicht selten das Gefühl, plötzlich zu wachsen und leichter zu werden („Gefühlsschwindel"). Auch Nausea kann auftreten. Analoges zeigt sich beim Beginne des Abwärtsfahrens eines Liftes. Stoppt der Lift nach dem Abwärtsfahren plötzlich, dann entsteht eine vertikale LV nach oben; man glaubt dabei kleiner und schwerer zu werden und der Boden scheint sich fest an unsere Füße anzudrücken. Beim raschen Beginne des Aufwärtsfahrens eines Liftes kann das gleiche eintreten. Wenn Flugzeuge plötzlich in sog. kalten Luftlöchern absacken oder durch warme Luftströmungen gehoben werden, dann sind das Bedingungen wie im Lift; die subjektiven Erscheinungen sind darum ganz ähnlich.

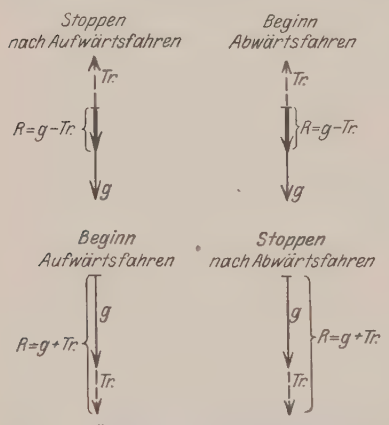


Abb. 186. Änderungen der absoluten Größe der Schwerkraft durch Beschleunigungen bzw. Verzögerungen bei lotrechten Progressivbewegungen. g = Schwerkraft, Tr = Trägheit, R = Resultante.

Das sind ganz ähnliche Phänomene, wie sie auf der Zentrifuge unter der Einwirkung der Zentrifugalkraft und im Flugzeuge beim Durchfahren scharfer Kurven (vgl. oben) beobachtet werden können. Das ist klar: handelt es sich dort um Änderungen der absoluten Größe der Resultierenden aus Zentrifugal- und Schwerkraft, so handelt es sich hier um Änderungen der absoluten Größe der Schwerkraft durch die Trägheit während der Beschleunigung bzw. Verzögerung (vgl. Abb. 186).

Wie Mach durch Progressivbeschleunigungen LV erzeugte, wurde oben beschrieben. Bei Rotationen um wagrechte Achsen, wie sie z. B. beim Rollen und Stampfen der Schiffe während hoher See vorkommen, erfahren die immer tangential an der Peripherie des durchlaufenen Kreises angreifenden Progressivbeschleunigungen während der Rotation eine ständige Änderung ihrer Richtung zur Schwerkraft (Lorente de Nó[1]). Wie sich dies in der Wahrnehmung der Bewegung auswirkt, ist bisher nicht genau untersucht worden. Die Beobachtungen auf Schiffen während stürmischer See können hier wegen des Komplexcharakters der Schiffsschwankungen nicht herangezogen werden.

Über durch Progressivbeschleunigungen erzeugte Augenreflexe (Deviation, Nystagmus usw.) ist nichts Sicheres bekannt[2]). Wie sich der „Gesichtsschwindel" während Progressivbewegungen verhält, wird darum erst bei den sog. optokinetischen Reflexen besprochen werden. Es ist ja gleichgültig, ob der Mensch selbst in gleichförmiger Progressivbewegung an stehenden Objekten vorbeifährt oder ob gesehene Dinge in gleichförmiger Bewegung am ruhenden Menschen vorbeiziehen.

E. Calorisationsmethode.

Jede Temperaturstörung (Kälte oder Wärme), die das Innenohr trifft, kann bei genügender Intensität zu vestibulärem „Schwindel" führen. Solche

[1] Vgl. dazu M. H. Fischer: Die Seekrankheit. Dies. Handb., dies. Bd. S. 495.

[2] Es kommen möglicherweise Deviationen der Augen entgegen der Fahrtrichtung in Betracht, die nach dem Anhalten ihre Richtung wechseln. Vgl. M. H. Fischer und C. Veits bei M. H. Fischer (1928) und G. R. Göthlin (1928).

Temperaturstörungen führt man gewöhnlich durch Wasserspülungen des Gehörganges herbei, jedoch sind sie auch durch Luftdusche, Auflegen von mit kaltem oder heißem Wasser getränkten Wattebauschen auf das Planum mastoideum, Bespritzen desselben mit Chloräthyl u. dgl. möglich. Schon LENTIN, ULLRICH, MENIÈRE, BROWN-SÉQUARD, HÖGYES, TOYNBEE, SCHMIEDEKAM, BÜRKNER, BAGINSKY, LUCAE, URBANTSCHITSCH, BÁRÁNY u. v. a.[1] war bekannt, daß unter solchen Bedingungen häufig „Schwindel" auftritt.

Bei der Verwendung der Massenspülungen von BÁRÁNY ist es für gewöhnlich unmöglich, das vorhandene Kunterbunt der CV näher zu erkennen. Die CV sind auch meist nicht so distinkt ausgesprochen wie z. B. nach Rotationen. Es gibt aber mit KOBRAKschen Minimalspülungen die Möglichkeit einer genaueren Analyse; es treten zunächst horizontale CV in Erscheinung, die sich allmählich mit vertikalen kombinieren (M. H. FISCHER und E. WODAK[2]). Auch durch sog. äquale Doppelspülungen beider Ohren lassen sich unter bestimmten Bedingungen ganz genau charakterisierbare CV auslösen (M. H. FISCHER und C. VEITS[3]). Im allgemeinen erscheint das allerdings schwierige Problem der CV bei und nach Calorisation noch mancher genauen Untersuchung bedürftig.

Bei offenen Augen können sich Scheinbewegungen der Sehdinge bemerkbar machen insofern ein Augennystagmus besteht; da dieser sehr häufig ein rotatorischer oder wenigstens ein gemischter ist, kommen dabei scheinbare Drehungen vor. Ein LINDNERphänomen ist bei sehr deutlicher CV möglich. Über „Tastschwindel" bei Calorisation liegen offenbar keine Berichte vor.

F. Galvanisation.

Schon PURKINJE kannte die wesentlichsten Erscheinungen des „Schwindels", der bei galvanischer Durchströmung des Kopfes auftritt. HITZIGS ausführliche Untersuchungen sind allgemein bekannt; sie wurden von BREUER bestätigt, von anderen: GERTZ[4], FRUBÖSE[5] usw. fortgesetzt.

Man kann mit relativ schwachen Strömen unter Umständen horizontale CV hervorrufen, deren scheinbare Richtung während der Durchströmung nach der Kathode geht, nach Öffnung des Stromes umgekehrt. Bei stärkeren Strömen erfolgen die CV für gewöhnlich um horizontale oder scheinbar schiefe Achsen. Es besteht offensichtlich eine gewisse Abhängigkeit von der Lage der Elektroden.

Werden die Augen offen gehalten, dann überwiegen die Scheinbewegungen der Sehdinge infolge des bestehenden galvanischen Augennystagmus. HITZIG z. B. schreibt: „Bei stärkeren Strömen beobachtet man aber *Scheinbewegungen*, deren Richtung durch die Wahl der Einströmungsstellen derart bedingt wird, daß die Gesichtsobjekte während der Stromdauer wie ein dem Gesicht paralleles, aufrechtes Rad von der Seite der Anode nach der Seite der Kathode zu kreisen scheinen. Im Momente der Öffnung ändern sie ihre Richtung, so daß nun die Scheinbewegung auf der Seite der Kathode eine aufsteigende und auf der Seite der Anode eine absteigende Richtung hat." Die Umkehr der Scheinbewegungen hängt mit der Umkehr des rotatorischen Nystagmus nach der Stromöffnung zusammen. Die rasche Phase des rotatorischen Nystagmus ist während der Durchströmung zur Kathode gerichtet (die oberen Hornhautpole drehen sich rasch zur Kathodenseite), nach der Durchströmung umgekehrt. Die von HITZIG beschriebenen Scheinbewegungen sind durch die langsame Nystagmusphase aus-

[1] Literatur bei K. GRAHE, Dies. Handb. **11** I, 909.
[2] FISCHER, M. H. u. E. WODAK, Z. Ohrenheilk. **3**, 198 (1922).
[3] FISCHER, M. H. u. C. VEITS: Pflügers Arch. **217**, 357 (1927).
[4] GERTZ, H.: Acta oto-laryngol. **1**, 215 (1918/19).
[5] FRUBÖSE, A.: Z. Biol. **76**, 267 (1922).

gelöst; warum die Richtung der Scheinbewegung der Richtung der langsamen Nystagmusphase entgegengesetzt sein muß, wurde oben auseinandergesetzt.

Über „Tastschwindel" bei Galvanisation sind keine Angaben bekannt geworden.

2. Optisch ausgelöster Schwindel.

Mit Rücksicht auf die oft erhobene Behauptung, man könne jeden Schwindel letzten Endes mit dem Vestibularorgane[1] in Zusammenhang bringen, ihn also gewissermaßen als ein einheitliches „vestibuläres" Symptom auffassen, müssen hier zunächst eine Reihe von Methoden beschrieben werden, die zur Erzeugung von typischem Schwindel geeignet sind und mit einer vestibulären Reizung in irgendeiner Form zunächst ganz und gar nichts zu tun haben. Das Symptom „Schwindel" ist dabei keineswegs anders geartet, hat aber ganz verschiedene Ursachen. Wenn auch unseres Erachtens die *Einheitlichkeit* des Begriffes *Schwindel kaum zu bezweifeln* sein dürfte, so könnte es doch einen Fehlschluß bedeuten, wollte man den Schwindel im allgemeinen, wie er auch ausgelöst sein mag, auf *eine* jener Ursachen zurückführen, die ihn zu erzeugen vermag. Das wäre etwa dasselbe, wie wenn man jede Bewegungswahrnehmung oder „Bewegungstäuschung" auf vestibuläre Ursachen zurückführen wollte, was doch offenbar nicht zutrifft. Was für Vorstellungen man sich betreffs der Einheitlichkeit des Schwindels machen könnte, davon soll später nach der Besprechung des Tatsachenmaterials die Rede sein.

Sogenannte „Bewegungstäuschungen" und im Zusammenhange damit Schwindel können von den verschiedensten Sinnesorganen hervorgerufen werden. Wir greifen hier zunächst den optischen Schwindel heraus und zwar davon jenen, der durch Bewegung im Gesichtsfelde erzeugt wird, den wir demnach „optokinetischen" nennen wollen.

A. Optokinetischer Schwindel.

Ein alt bekanntes Experiment kennzeichnet den optokinetischen Schwindel in seinen *Grundzügen*: Man steht auf einer Flußbrücke und sieht auf das fließende Wasser. Man erkennt zunächst, daß es strömt. Sehr oft aber erhält man plötzlich — anscheinend ohne irgendeine besondere Ursache — den Eindruck, das Wasser stände still und man würde mit der Brücke und den sichtbaren Ufern entgegen der Strömung des Wassers fahren. Dieser doch offenbar recht bedeutsamen Erscheinung ist merkwürdig wenig Aufmerksamkeit zugewendet worden. Anscheinend hat sich fast einzig Mach näher damit befaßt und diesem Phänomen experimentell beizukommen versucht („*Teppichversuch*").

Ein gemusterter Lederlaufteppich wurde horizontal über Rollen gelegt und mit einer Kurbel in gleichmäßige Bewegung gesetzt (Mach). Wurde das Muster fixiert, dann sah man den Teppich in Bewegung. Fixierte man aber einen knapp über dem Teppich befindlichen Fadenknoten, dann glaubte man selbst mit der gesamten sichtbaren Umgebung entgegen der Bewegungsrichtung des Teppichs horizontal zu fahren. Wurde ein Spiegel verwendet, in welchem der Teppich vertikal bewegt erschien, dann meinte man bei Fixation des Knotens in entgegengesetzter Richtung auf- oder abzufahren. Mach bedeutete, daß also auch Bewegungswahrnehmungen des eigenen Ichs vorkommen, wenn eine labyrinthäre Genese vollkommen ausgeschlossen werden kann, ging aber auf die physiologischen Grundlagen dieser Erscheinungen nicht näher ein.

[1] In diesem Begriffe sind vor allem auch die zentralen, nervösen Verbindungen des Vestibularapparates eingeschlossen.

Es ist zu bemerken, daß es unter den genannten Bedingungen gar nicht selten zu typischem Schwindel, ja zu heftiger Nausea kommen kann.

Wenn wir im folgenden versuchen, über die Ursachen dieser Erscheinungen ins Klare zu kommen, so stützen wir uns auf ausgedehnte, bisher noch nicht veröffentlichte eigene Untersuchungen, deren Hauptzüge hier vorweggenommen werden mögen.

Wir benützten zu unseren Untersuchungen eines der üblichen *Drehräder*[1], weil es sich damit sehr bequem arbeiten läßt und die Ergebnisse prinzipiell die gleichen sind. Wenn man unter einem solchen Drehrade steht, das z. B. nach links, also von oben gesehen entgegen dem Sinne des Uhrzeigers rotiert, und die Streifen fixiert, dann sieht man zunächst, daß sich die Streifen bewegen. Das sind also egozentrisch bestimmte Bewegungseindrücke. Besonders aber dann, wenn die Rotationsgeschwindigkeit des Drehrades über ein gewisses Ausmaß hinausgeht, was zur Folge hat, daß eine *exakte willkürliche Fixation der Streifen nicht mehr vollkommen möglich* ist, dann drängt sich ganz unbefangen der Eindruck auf, man würde nach rechts gedreht. Es entsteht also eine CV, die sich in gar keiner Weise von den oben beschriebenen vestibulär erzeugten unterscheidet. Es kann zunächst neben der CV das Drehrad noch in Bewegung gesehen werden, scheint aber dabei seine Geschwindigkeit vermindert zu haben. Je mehr die CV an scheinbarer Geschwindigkeit gewinnt, um so langsamer scheint sich das Drehrad zu bewegen, bis man es endlich für völlig ruhend hält. Dann hat auch die CV unter diesen Bedingungen ihre maximale Geschwindigkeit erreicht; sie ist durch die Eigentümlichkeit eines ganz lautlosen Dahinschwebens charakterisiert.

Während der CV scheint der ganze, tatsächlich in Ruhe befindliche, Außenraum mit Ausnahme des Drehrades die Bewegung des Ichs mitzumachen: der sichtbare Fußboden, ein Ton, ein Geräusch, der Sessel auf dem man sitzt, alles scheint sich mitzudrehen. Es sind das Erscheinungen, die wir oben als LINDNER-Phänomen bezeichneten.

Man kann unter dem Drehrade die CV besonders leicht und rasch produzieren, wenn man nach dem Vorgange von MACH nicht die Streifen des Rades fixiert, sondern eine vor die Streifen des Rades gehaltene, am besten mit einer feinen Druckschrift überklebte Nadel. Gleichfalls, wenn auch nicht in einem so hohem Ausmaße begünstigend wirkt, wenn man die Streifenfixation dadurch zu vermeiden sucht, daß man gewissermaßen interesselos mit parallelen Blicklinien durch den Papierzylinder in die Ferne blickt.

Unter den angeführten Drehradbedingungen entsteht nun an den Augen der sog. „*optokinetische*" Nystagmus,[2] früher auch „Eisenbahnnystagmus" (BÁRÁNY), „optischer Nystagmus" (OHM), „optomotorischer Nystagmus" (CORDS) genannt. Es kommt zu einer langsamen gleitenden Bewegung der Augen in der Drehrichtung des Rades, wobei Augen und Drehrad sich zunächst mit gleicher Geschwindigkeit bewegen, so daß dabei eine Bildverschiebung auf der Netzhaut nicht eintritt. Man kann sich davon leicht mittels eines foveal aufgenommenen Nachbildes einer vertikalen Leuchtlinie bei geringen Geschwindigkeiten des Drehrades überzeugen. Während der raschen Phase macht das Auge einen Sprung

[1] Unser Drehrad besteht aus einem Papierzylinder von 1.30 m Höhe und 1 m Durchmesser und ist auf einem Drahtgestell montiert. An der Innenfläche wechseln 15 cm breite schwarze und weiße Streifen ab. Das Drahtgestell hängt mit einer Schnur an der Decke. Die Schnur wird eingedreht und gibt dann den Antrieb zur lautlosen Rotation des Rades.

[2] Zusammenfassendes darüber vergleiche: G. V. TH. BORRIES (1926). — CORDS, R.: Jber. Ophthalm. **48**, 348 (1921); **49**, 338 (1922) — Zbl. Ophthalm. **9**, 369 (1923). — OHM, J.: Handb. d. Neurol. d. Ohres von ALEXANDER-MARBURG **1**, 1089. Berlin-Wien: Urban & Schwarzenberg 1924. — OHM, J. (1929).

in entgegengesetzter Richtung. Daß dabei eine Bildverschiebung auf der Netzhaut auftreten muß, ist klar; diese kommt aber sensorisch, etwa als optische Scheinbewegung, nie zum Ausdrucke. Das dürfte wohl damit zusammenhängen, daß die Augenbewegung zu schnell erfolgt[1].

Neben dem optokinetischen Nystagmus, möglicherweise als Folge des optokinetischen Nystagmus, treten unter dem Drehrade noch andere objektive Erscheinungen auf; es handelt sich um typische Reflexe am Stamme, Kopfe und an den Extremitäten, deren Richtung mit der Richtung der langsamen Nystagmuskomponente übereinstimmt. Diese „*optokinetischen Körperreflexe*"[2] können, wenn sie genügend ausgeprägt sind, ausgesprochene Gleichgewichtsstörungen bis zum Umfallen verursachen. Dies ist deshalb von besonderem Interesse, weil sich unter dem Drehrade recht heftiger Schwindel bemerkbar machen kann[3]. Dieser Schwindel ist auch nicht selten mit Nausea verknüpft. Colley-Krafft[4] hat in Bestätigung dieser Erfolge unter dem Drehrade röntgenologisch Motilitätssteigerung des Magen-Darmtraktes nachweisen können.

Im Bestreben, der *Genese der CV unter dem Drehrade* nachzugehen, sind wir zu folgenden Feststellungen gekommen. Wenn man bei langsam bewegtem Drehrade die Streifen fixiert, dann sieht man bei guter Beobachtung (Nachbildsicherung) immer während der gleitenden, langsamen Augenbewegung die Bewegung der Streifen. Dieses „*Bewegtsehen*", wie man es nennen könnte, kann aber rhythmisch unterbrochen werden; es tritt nämlich jedesmal, zeitlich mit der raschen Nystagmusphase zusammenfallend, der Eindruck auf, das Drehrad stehe still oder drehe sich langsamer und man selbst werde nach der Gegenseite, also in der Richtung der raschen Nystagmusphase gedreht (CV) (vgl. Abb. 187). Die CV ist ganz kurzdauernd und wird wieder von Bewegtsehen abgelöst. Man könnte dieses rhythmische Kommen und Schwinden der CV zutreffend etwa mit einem Flimmern vergleichen. Beschleunigt man nun die Bewegung des Drehrades, dann wechseln zunächst Bewegtsehen und CV rascher hintereinander, d. h. der Nystagmus wird frequenter. Dann werden die Intervalle des Bewegtsehens kürzer, die CV-Rucke immer länger, bis sie endlich zu einer *kontinuierlichen CV* verschmelzen können, so wie schließlich das Flimmern in ein kontinuierliches Sehen bei Frequenzsteigerung der Lichtreize übergeht.

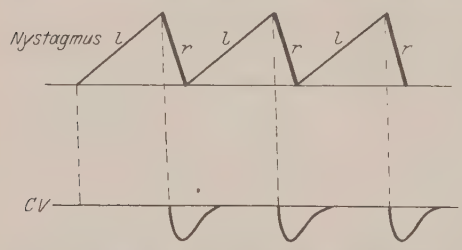


Abb. 187. Entstehen von rhythmischen CV während der raschen Phasen des optokinetischen Nystagmus.

Wenn diese Schilderung auch nicht alle Möglichkeiten dieses Experimentes erschöpft[5], so genügt sie doch, nachzuweisen, daß die CV zunächst zeitlich immer mit der raschen Phase des optokinetischen Nystagmus, wo eine Bildverschiebung auf der Netzhaut stattfindet, zusammenfällt; daß die zunächst diskontinuierlichen

[1] Auf die Genese und Auffassungen des optokinetischen Nystagmus näher einzugehen, ist hier nicht der Ort. Vgl. dazu Borries (1926). — Ohm (1929). — Cords, R., u. L. Nolzen: Graefes Arch. **120**, 506 (1928). — Cords, R.: Klin. Mbl. Augenheilk. **77**, 781 (1926). — Dodge, R., u. J. Ch. Fox: Arch. Neur.-Psych. **20**, 812 (1928) u. a.

[2] Fischer, M. H., u. C. Veits: Pflügers Arch. **219**, 579 (1928).

[3] Der Schwindel tritt besonders leicht auf, wenn man das Drehrad durch einen leichten Stoß in schaukelnde, schlingernde Drehung bringt.

[4] Colley-Krafft, F.: Z. klin. Med. **105**, 267 (1927).

[5] Ausführlich wird über diese reizvollen Dinge an anderer Stelle zusammenhängend berichtet werden.

CV-Rucke bei genügend rascher Nystagmusfrequenz zu einer kontinuierlichen CV verschmelzen können.

So fragt sich nun noch, wodurch das *Auftreten der CV* bei Nichtfixation der Streifen, speziell aber *bei Fixation eines vor die Streifen gehaltenen Gegenstandes* begünstigt wird. Man könnte glauben, der Grund dafür sei, daß durch die Nadelfixation das Auge weitgehend immobilisiert sei, ja ruhig stände und deshalb allein Bildverschiebungen auf der Netzhaut eintreten. Doch die Sache ist beträchtlich komplizierter. Nimmt man von einer lotrechten Leuchtlinie bei fovealer Fixation ein Nachbild auf, so deckt dieses natürlich die vor die Streifen gehaltene lotrechte Nadel, solange man sie fixiert und das Drehrad ruht. Wenn aber bei rotierendem Rade die CV eingetreten ist, dann weicht jedesmal, wenn die, sich mit uns scheinbar drehende, Nadel vor einem weißen Streifen vorbeiwandert, das Nachbild und damit die Blickrichtung im Sinne der CV, also entgegen der Richtung der realen Drehung des Rades relativ rasch aus[1]. Scheint die Nadel vor einem schwarzen Streifen vorbeizulaufen, dann geht das Nachbild wieder langsam zur Nadel, bis sich beide decken. Daß es sich hier um *reale Augenbewegungen* handelt, konnten wir auch durch objektive Beobachtung mit einer Art Hornhautmikroskop nachweisen. Diese Augenbewegungen können nur so verstanden werden, daß die Augen beim Vorbeiziehen eines weißen Streifens trotz strengster Fixationsbemühung[2] ihre Fixation der Nadel aus irgendeinem Grunde tatsächlich aufgeben und erst durch den vorbeiziehenden schwarzen Streifen wieder allmählich zur Fixation zurückgeführt werden[3].

Wie dem auch sein mag, tatsächlich liegen auch hier wieder irgendwie verursachte Augenbewegungen vor, die wie ein Nystagmus einen rhythmischen Wechsel von langsamen und raschen Phasen aufweisen; wiederum stimmt die Richtung der kontinuierlichen CV mit der Richtung der raschen Phase überein. Eine Bildwanderung auf der Netzhaut tritt hier aber wohl während beider Phasen, wenn auch rascher bei der schnellen Phase auf[4].

Wenn man sich durch Neigung des Kopfes auf die Schulter unter dem Drehrade einen sog. vertikalen (stirnwärts bzw. kinnwärts gerichteten) Nystagmus erzeugt[5] oder wenn beim Blicken von oben in das Drehrad ein rotatorischer Nystagmus entsteht, bleiben die Erscheinungen prinzipiell dieselben. Auch hier stimmt wieder der Sinn der CV bzw. LV mit der Richtung der raschen Nystagmusphase überein.

Vergleichen wir nun den optokinetischen Nystagmus mit jenen Augenbewegungen, die zwangsläufig trotz Fixation einer vor die Streifen gehaltenen Nadel auftreten (Abb. 188), so stellt sich heraus, daß beide phänomenologisch einem Nystagmus gleicher Richtung entsprechen. Bewegt sich das Drehrad, wie in Abb. 188 angenommen, nach links, dann geht die langsame Phase des optokinetischen Nystagmus nach links, die rasche nach rechts, führt aber so gut wie nie bis zur Medianen zurück. Wenn nicht stark willkürlich in den optokinetischen Nystagmus eingegriffen wird, was sich bei einigermaßen rascher Rotation des Drehrades — wie schon bemerkt — gar nicht durchführen läßt, dann pendelt der opto-

[1] Der Betrag dieses Ausweichens ist individuell stark verschieden.

[2] Es hat sich herausgestellt, daß es unter genannten Bedingungen einfach unmöglich ist, die Augen — von den sog. Fixationsschwankungen abgesehen — völlig zu immobilisieren.

[3] Die Erkenntnis dieser Erscheinung wirft nicht uninteressante Streiflichter auf die Frage über die Genese des optokinetischen Nystagmus.

[4] Nur nebenbei sei bemerkt, daß während der CV die optokinetischen Körperreflexe verschwinden und anderweitigen, entgegengerichteten Reflexen Platz machen (M. H. Fischer mit E. Wodak u. C. Veits).

[5] Das kann natürlich auch erreicht werden, wenn man der Achse des Drehrades eine andere Lage gibt oder z. B. horizontale schwarze und weiße Streifen auf einem vertikal laufenden Teppiche an den Augen vorbeiführt.

kinetische Nystagmus bei Linksrotation des Rades lediglich in den linken Gesichtsfeldhälften. Die nystagmusartigen Augenbewegungen bei Nadelfixation erfolgen dagegen bei links rotierendem Rade immer in einem Sektor rechts von der Nadel — in Abb. 188 ist die fixierte Nadel median gehalten gedacht — und führen immer bis zur Nadel zurück. Wenn wir die beiden „Nystagmen" phänomenologisch gleichstellen, so sollen sie damit noch nicht einfach auf die gleichen Ursachen zurückgeführt werden. Die langsamen Phasen sind sicherlich auch ursächlich identisch, sie sind wohl sicher reflektorisch durch das Bestreben ausgelöst, Bildverschiebungen auf der Netzhaut zu verhindern. Können wir schon in der Diskussion dieser Frage nicht weitergehen, so muß eine solche über das Zustandekommen der raschen Phase überhaupt vermieden werden[1]. Sie ist im übrigen für unsere vorliegenden Fragen nicht erforderlich.

Die ausgeführten Erörterungen dürften vielleicht berechtigte Veranlassung dazu geben, den Versuch einer *physiologischen Deutung über das Zustandekommen der CV unter optokinetischen Bedingungen* zu wagen. Wenn sich eine solche finden läßt, so ist sie wohl allen psychologischen Erklärungsversuchen — welcher Art sie auch sein mögen — vorzuziehen; muß es doch unser Bestreben sein, immer zuerst den zugrundeliegenden physiologischen Vorgängen nachzugehen.

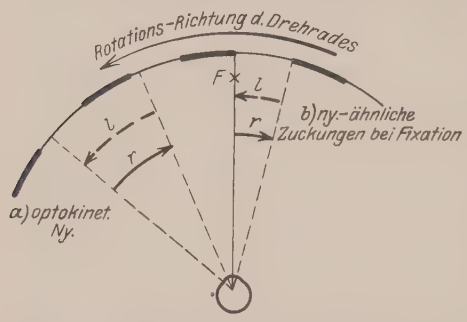


Abb. 188. a) Optokinetischer Nystagmus bei Streifenfixation des sich nach links drehenden Drehrades; langsame gleitende Augenbewegung (*l*) nach links, rasche Phase (*r*) nach rechts. Der Nystagmus läuft in den linken Gesichtsfeldhälften ab. b) Nystagmusähnliche Augenzuckungen bei Fixation einer medianen vor die Streifen des Drehrades gehaltenen Nadel (*F*) unter sonst gleichen Bedingungen.

Wir konnten oben einen Versuch anführen, der zeigt, daß die CV rhythmisch immer synchron mit dem rhythmischen Wechsel der raschen Phase des optokinetischen Nystagmus eintritt und bemerkten dazu, daß es gerade während dieser Momente zu einer *Bildverschiebung auf der Netzhaut* kommt. Es ist nun zu bemerken, daß alle jene Faktoren, die das Auftreten der CV begünstigen und erleichtern (rasche Rotation des Drehrades mit rasch aufeinanderfolgenden raschen Phasen, Nadelfixation vor den Streifen usw.), konsequent auch zu Begünstigung und Steigerung der Bildverschiebung auf der Netzhaut führen. Man könnte darum der Meinung sein, daß diese Bildverschiebung auf der Netzhaut die Ursache der CV ist, wobei es nur merkwürdig wäre, daß sie sich nie in einer optischen Scheinbewegung bemerkbar macht.

Es gibt aber noch eine andere, unseres Erachtens wahrscheinlichere Deutungsmöglichkeit, die kurz beinhalten würde: die *raschen Nystagmusphasen bzw. die entsprechenden zentral-nervösen Vorgänge sind die Ursache der CV*. Wenn die raschen Bewegungen genügend frequent hintereinander erfolgen, dann ist die CV kontinuierlich, sonst rhythmisch an- und abschwellend. Diese Anschauung wird an anderer Stelle näher begründet werden.

Es ist klar, daß die gegebenen Ausführungen nicht allein für Drehradbedingungen Geltung haben würden, sondern für alle analogen Erscheinungen. Sie wären also z. B. auch anzuwenden auf die *bekannte verblüffende Täuschung auf der Eisenbahn*. Steht man mit seinem Zuge in einer Station, dann erweckt ein

[1] Das müßte zu Betrachtungen allgemeinerer Natur führen, die bei der Strittigkeit dieser Fragen zu ausgedehnt werden müßten und darum erst an anderer Stelle ausgeführt werden können.

auf dem Nebengeleise fahrender Zug ganz eindringlich den Eindruck, daß man selbst fahre; das beobachten schon 4jährige und jüngere Kinder! Hier treten also *Linearvektionen* (LV) auf.

Wir konnten mit dem Drehrade in folgender Weise deutliche LV erzeugen. Wenn die Versuchsperson unter dem linksrotierenden Drehrade in der rechten Gesichtshälfte einen größeren Spiegel mit der spiegelnden Fläche gegen das Drehrad hinhält — vgl. Abb. 189 — und am besten interesselos den Spiegelrahmen ansieht, dann scheinen Streifen aus der Tiefe näherzukommen und divergend auseinanderzufließen. Man meint dabei nach vorwärts zu fahren; es ist so, als stände man am Bug eines vorwärtsfahrenden Schiffes. Dabei entstehen Reflexe, welche die Versuchsperson nach hinten umzuwerfen trachten; ein unbehaglicher Schwindel kann sich einstellen. Richtet man den Versuch so, daß man die Streifen in die Ferne konvergent zusammenlaufen sieht, dann glaubt man nach hinten zu fahren, ähnlich wie wenn man von der Plattform des letzten Wagens eines fahrenden Zuges auf die Schienen sieht; gleichzeitig kommt es zu Tendenzen, nach vorne umzufallen.

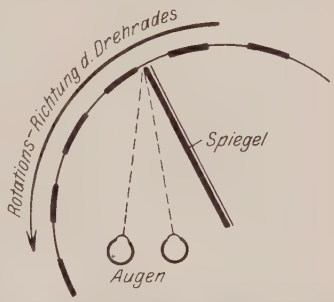


Abb. 189. Einrichtung zur Erzeugung von Linearvektionen unter dem Drehrade. Die spiegelnde Fläche des Spiegels ist gegen den Beobachter gewendet.

Nur kurz können wir hier eine Reihe von interessanten Erscheinungen berühren, welche zeigen, daß optokinetische Reize Nachwirkungen haben, aus denen sich die Erscheinungen eines „*Nachschwindels*" verstehen lassen. Man kann in verschiedener Weise vorgehen, um diese Nachwirkungen zu studieren. Am besten ist es, wenn man im Dunkelzimmer bei künstlichem Lichte arbeitet, so daß man plötzlich auslöschen und damit die optokinetische Reizung momentan abbrechen kann. Dann kann man finden, daß eine bestehende CV (LV) kurze Zeit nachdauert und dann rhythmisch auspendelt. Je nach Versuchsbedingungen tritt dabei häufig ein interessanter, alternierender Wechsel mit eigenartigen optischen Bewegungsnachbildern ein. Mit Hilfe von Nachbildern gelang uns der Nachweis, daß auch ein charakteristischer *optokinetischer Nachnystagmus* besteht. Übrigens konnte Ohm einen solchen bereits nystagmographisch nachweisen.

Endlich gehören hierher die sog. „*metakinetischen Scheinbewegungen*", die darin bestehen, daß nach optokinetischer Reizung betrachtete ruhende Gegenstände sich in nun umgekehrter Richtung zu bewegen scheinen. Purkinjes grundlegende Beobachtung bestand darin, daß es ihm schien, nachdem er einem mehr als eine Stunde dauernden Zuge von Reiterei zugesehen hatte, als bewegten sich die ihm gegenüberliegenden Häuser nun in umgekehrter Richtung. Über diese und ähnliche Erscheinungen ist dann in der Folgezeit viel gearbeitet worden, und mancherlei Erklärungsversuche sind gegeben worden. Es kann diesbezüglich nur auf die interessanten Ausführungen von v. Helmholtz[1], Mach, Oppel[2], Dvořák[3], Plateau[4], Exner[5], Borschke und Hescheles[6], v. Szily[7], Cords und Brücke[8], Kinoshita[9], Leiri[10], Granit[11] u. a. hingewiesen werden[12]. Über

[1] v. Helmholtz, H.: Physiologische Optik **3** (1910).
[2] Oppel, J. J.: Poggend. Ann. **99**, 540 (1856).
[3] Dvořák, V.: Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. (II) **61**, 257 (1871).
[4] Plateau, J.: Poggend. Ann. **80**, 287 (1850).
[5] Exner, S.: Cbl. Physiol. **1**, 135 (1887) — Biol. Zbl. **8**, 437 (1888) — Z. Psychol.-Physiol. S. O. **12**, 313 (1896); **21**, 388 (1899).
[6] Borschke, A. u. L. Hescheles: Z. Psychol.-Physiol. S. O. **27**, 387 (1901).
[7] v. Szily, A.: Z. Psychol.-Physiol. S. O. **38**, 81 (1905).
[8] Cords, R. u. E. Th. v. Brücke: Pflügers Arch. **119**, 54 (1907).
[9] Kinoshita, T.: Z. Sinnesphysiol. **43**, 420 (1909).
[10] Leiri, F.: Z. Ohrenheilk. **17**, 392 (1927) — Graefes Arch. **119**, 719 (1928).
[11] Granit, R.: Z. Sinnesphysiol. **58**, 95 (1927) — Brit. J. Psychol. **19**, 147 (1928).
[12] Weitere Einzelheiten und Literatur bei F. B. Hofmann (1924).

die Deutung dieser „metakinetischen Scheinbewegungen" ist man sich nicht einig geworden; von vielen Seiten hat man sich auf Augenbewegungen im Sinne eines Postnystagmus gestützt. Es genüge uns, an dieser Stelle darauf hinzuweisen, daß nach optokinetischer Reizung auch Schwindel mit solchen „metakinetischen Scheinbewegungen" vorkommen kann.

Unsere Aufmerksamkeit möge nun noch einem interessanten Versuche zugewendet werden, der anscheinend nicht unwichtige Beziehungen zwischen labyrinthär und optokinetisch erzeugten CV (bzw. Schwindel) aufzudecken imstande ist.

Man werde auf dem Drehstuhle sitzend innerhalb des ruhenden Drehrades mit offenen Augen mit einer gewissen Beschleunigung in Rotation versetzt und dann gleichförmig weiterrotiert. Zunächst nimmt man die Drehung wahr und sieht, wie man an dem ruhenden Drehrade vorbeirotiert wird (labyrinthäre Genese; doch besteht naturgemäß schon hier ein optokinetischer Nystagmus[1], der dem labyrinthären gleichgerichtet ist). In dem gleichen Maße nun, wie die durch die anguläre Anfangsbeschleunigung ausgelösten labyrinthären Vorgänge während der, mit einer gewissen Geschwindigkeit fortgesetzten, gleichförmigen Rotation abklingen, verschwindet bei Fixation der Streifen des Drehrades die CV. Gleichzeitig scheint sich das Drehrad mit zunehmender Geschwindigkeit entgegenzudrehen. Wenn die CV ganz erloschen ist, befindet sich das Drehrad allein in scheinbarer Rotation um das eigene Ich. Der optokinetische Nystagmus besteht weiter, der labyrinthäre hat aufgehört. Fixiert nun die Versuchsperson eine vor die Streifen gehaltene Nadel (Finger), dann tritt fast augenblicklich wieder eine CV im ursprünglichen Sinne auf, das Rad scheint stillzustehen. Diese CV ist hier natürlich rein optokinetisch ausgelöst.

Wenn man nach dem Anhalten des Drehstuhles das Drehrad in eine der vorausgegangenen Rotation des Drehstuhles entgegengesetzte Rotation bringt und sonst geeignete Bedingungen (Nadelfixation usw.) schafft, so kann man die labyrinthäre Post-CV optokinetisch abschwächen, kompensieren, ja sogar eine CV nach der Gegenseite erzeugen[2].

Die angeführten Tatsachen dürften wohl mit Sicherheit darauf hinweisen, daß die *physiologisch-nervösen Vorgänge, welche zu diesen verschiedenartig (labyrinthär oder optokinetisch*[3]*) ausgelösten Bewegungswahrnehmungen führen, in inniger Beziehung zueinander stehen*; ja man könnte weitergehen und geradezu folgern, daß allen diesen physiologisch-nervösen Vorgängen eine gemeinsame Endstrecke oder zumindest ein gemeinsames Endfeld zukommt. Es wird sich am Schlusse unseres Kapitels zum Verständnisse des Komplexes Schwindel vielleicht empfehlen, diesen Gedankengang etwas weiterzuspinnen.

Eine merkwürdige „partielle Bewegungstäuschung" kann man folgendermaßen produzieren: Man drehe bei ganz langsam rotierendem Drehrade unter strenger Fixation einer Streifengrenze den Kopf willkürlich mit den wandernden Streifen mit. Dann meint man, Kopf und Drehrad stehen still und der ganze Stamm werde mit den Extremitäten kontinuierlich passiv nach der Gegenseite verdreht, und zwar mitsamt dem Sessel, auf dem man sitzt. Dieser Eindruck ist ganz eindeutig und verblüffend. Dreht man den Kopf im Dunkeln ganz langsam nach einer Seite, dann scheint sich zwar auch der Stamm nach der Gegenseite zu drehen, aber sehr viel weniger; die Kopfdrehung selbst bleibt bewußt.

---

[1] Der optokinetische Nystagmus wird natürlich durch jede *relative* Bewegung erzeugt; es ist deshalb ganz gleichgültig, ob die Versuchsperson oder das Gesichtsfeld sich bewegt.

[2] Auch der Aubertsche Spiegelversuch ist zur Demonstration derartiger Erscheinungen sehr geeignet.

[3] Es gibt auch andersartig (akustokinetisch usw.) ausgelöste CV; vgl. weiter unten.

B. Durch nichtbewegte Lichtreize ausgelöster Schwindel.

Es gilt hier Erscheinungen recht interessanter Natur zu erwähnen, die von URBANTSCHITSCH[1], speziell aber von v. STEIN in zahlreichen Versuchen beobachtet worden sind. Schade, daß man es seither nur vereinzelt versucht hat, sich mit diesen Dingen genauer experimentell zu beschäftigen, da sie v. STEIN vor allem an Kranken beobachtet hat.

v. STEIN nennt diese Erscheinungen „*Chromopathie*". „Kranke, welche bei Tageslicht sich fast normal verhalten, verlieren ihr Gleichgewicht oder empfinden Autokinesis externa („werden schwindlig"), sobald sie einen gefärbten Gegenstand betrachten." v. STEIN fand, daß rotes Licht in der Regel am stärksten wirkt; er bemerkt, daß Gleichgewichtsstörungen allein vorkommen können, die er nicht zum Schwindel rechnet, daß aber auch sehr häufig Scheinbewegungen gesehen werden. URBANTSCHITSCH teilt mit, daß durch Töne hervorgerufene Gleichgewichtsstörungen unter Farbeneinwirkung verschiedenartig modifiziert werden können, daß daneben auch „optische Scheinvorgänge" normalerweise bei gesunden Personen vorkommen. Betont URBANTSCHITSCH die Veränderlichkeit dieser Phänomene, so bemerkt v. STEIN dagegen: „Alle Scheinvorgänge und Gleichgewichtsstörungen charakterisieren sich durch vollständige Konstanz."

Einen gewissen Einblick in diese Dinge lassen vielleicht die Beobachtungen von METZGER[2] zu. Der Autor fand, daß Belichtung eines Auges eine Tonuserhöhung derselben Seite macht, die sich in Fallen und Vorbeizeigen äußert. Isolierte Belichtung einer nasalen Netzhauthälfte macht Tonuserhöhung der zugehörigen Körperhälfte, Belichtung einer temporalen Netzhauthälfte hat den umgekehrten Erfolg. Es besteht eine enge Beziehung zwischen pupillomotorischem Reizwert spektraler Lichter und ihrem Reizwert bezüglich Tonusreaktionen. Auch GOLDSTEIN[3] hat im Anhange an METZGER derartige Reflexe beobachtet.

Es wäre schließlich an dieser Stelle noch des sog. „*Punktschwankens*" (CHARPENTIER, AUBERT, BOURDON, EXNER, OEHRWALL u. a.[4]) zu gedenken. Es handelt sich im Prinzip darum, daß man einen Punkt, den man längere Zeit speziell im sonst dunklen Raume fixiert, in eigentümlichen Scheinbewegungen sieht. Neben diesem Punktschwanken unterscheidet man ein langsames „Punktwandern". Darauf kann nicht näher eingegangen werden.

3. Akustisch ausgelöster Schwindel.

URBANTSCHITSCH schreibt 1897: „Tonempfindungen vermögen außer Störungen des Gleichgewichts (bald schwache Schwankung, bald plötzliche Sturzbewegung) auch Scheinbewegungen auszulösen oder solche, wenn sie bereits bestehen, zu verändern oder aufzuheben." v. STEIN beobachtete, daß bei verschiedenen Kranken durch Toneinwirkung eine CV direkt hervorgerufen wurde oder eine bestehende CV verstärkt wurde. Es ist bemerkenswert, daß bei diesen Toneinwirkungen häufig Augenbewegungen, oft sogar ein typischer Nystagmus gesehen wurden. „Dies beweist, daß die Töne nicht nur auf die Muskeln des ganzen Körpers, sondern auch im einzelnen auf die Augenmuskeln tonisierend wirken" (v. STEIN). Auch GOLDSTEIN hat bei Erkrankungen des Frontalhirns Tonusänderungen der Körpermuskeln unter dem Einflusse akustischer Reize gesehen. Wir dürfen aber nach eigenen Beobachtungen nicht darüber im Zweifel

---

[1] URBANTSCHITSCH, V.: Z. Ohrenheilk. **31**, 234 (1897).
[2] METZGER: Klin. Wschr. **4**, 853 (1925); **8**, 1282 (1929).
[3] GOLDSTEIN, K.: Schweiz. Arch. Neur. **17**, 203 (1926).
[4] Literatur und Näheres bei F. B. HOFMANN (1924).

sein, daß sich akustische Beeinflussungen des Tonus der Körper- und Augenmuskeln auch in gesetzmäßiger Weise beim Normalen feststellen lassen.

Recht bedeutsam erscheinen die Untersuchungen von Dodge[1]. Er ließ um im Dunkeln auf einem Drehstuhle sitzende Versuchspersonen Töne herumrotieren. Der Drehstuhl konnte lautlos und unterschwellig anlaufen gelassen werden (Ventilatorenantrieb), so daß der Versuchsperson unbewußt blieb, ob sie selbst tatsächlich rotiert wurde oder die Schallquelle um sie herumgeführt wurde. Da zeigte sich nun regelmäßig, daß die ruhende *Versuchsperson durch die* um sie *herumgeführte Schallquelle* den *Eindruck* erhielt, die *Schallquelle stände ruhig* und *sie selbst würde in umgekehrter Richtung rotiert.* Es entstanden also typische CV. Es ist sehr auffallend, daß Dodge unter den gleichen Bedingungen mit seinem ausgezeichneten Spiegelrecorder einen *Augennystagmus* registrieren konnte, dessen rasche Phase mit der Richtung der CV übereinstimmte. Sind solche Entscheidungen auch sehr schwierig, so gelang es doch in einigen Fällen mit großer Sicherheit festzustellen, daß dieser Nystagmus mit dem Auftreten der CV zeitlich zusammenfiel.

Wir haben also die sehr bemerkenswerte Tatsache zu verzeichnen, daß *in geeigneter Weise rotierende Schallquellen ganz typische CV erzeugen* und damit *auch Anlaß zu Schwindel* geben könnten; um vestibuläre oder optische Erscheinungen kann es sich hier nicht handeln. Ebenso bedeutsam erscheint es, daß es auch hier nicht gelingt, CV auszulösen, ohne daß gleichzeitig objektive Reflexe entständen. Über das Verhältnis der Reflexe zur CV zu entscheiden, ist gewiß eine schwierige und kontroverse Angelegenheit. Es liegt aber nicht ferne, auch hier die Anschauung durchzufechten zu versuchen, daß die CV etwa durch die raschen Phasen des Nystagmus bzw. durch deren zentral-nervöse Vorgänge in ähnlicher Weise, wie man es für die optokinetisch ausgelösten CV vertreten könnte, zur Entstehung gebracht wird. In konsequenter Ausführung dieses Gedankens könnte man so vielleicht zu einem einheitlichen physiologischen Substrate gelangen, das der CV zugrunde liegt.

4. Andere Möglichkeiten, Schwindel zu erzeugen.

Es gibt altbekannte Versuche, die zeigen, daß haptisch oder hyptokinästhetisch wahrgenommene Bewegungen auf einzelne Körperteile übertragen werden können (Exner). Wenn man z. B. unter der ruhenden Hand die Unterlage wegzieht, so kann die Versuchsperson bei geschlossenen Augen den Eindruck bekommen, daß die Hand (der Arm) in entgegengesetzter Richtung bewegt wird, die Unterlage aber ruhig bleibt. Es ist nicht ausgeschlossen, daß man geeignete Bedingungen finden könnte — etwa eine Anordnung ähnlich der oben geschilderten von Dodge —, mit denen sich auf solche Weise typische CV erzeugen ließen. Solche CV wären dann haptokinästhetisch ausgelöst. Doch liegen darüber anscheinend nähere Untersuchungen nicht vor.

Gertz[2] hat ein hierher gehöriges, interessantes Experiment beschrieben. Man denke sich eine Drehscheibe mit etwa 15 Umdrehungen in der Minute. Auf der Peripherie der Drehscheibe befindet sich eine Versuchsperson, die mit der gleichen Geschwindigkeit, mit welcher sich die Scheibe dreht, der Drehung entgegenläuft. Dadurch wird bewirkt, daß die Versuchsperson an derselben Stelle im Raume verharrt. Wenn die Versuchsperson nach ca. 1 Minute von der Drehscheibe herabsteigt, dann treten schon beim Stehen, noch besser aber, wenn

[1] Dodge, R.: J. of exper. Psychol. **6**, 107 (1923).

[2] Gertz, H.: Acta med. scand. (Stockh.) **57**, 41 (1922). — Vgl. auch K. Petrén u. Sv. Ingvar (1928).

die Versuchsperson geht oder wenigstens Schritte markiert, Erscheinungen auf, die GERTZ folgendermaßen charakterisiert: „On a alor une sensation marquée de rotation ou de déviation, localisée aux pieds et peut-être, en quelque mesure, à la terre. On sent être tiré ou mené vers le côté où l'on vient de se tourner." Heißt man die Versuchsperson mit geschlossenen Augen geradeaus gehen, dann weicht sie merklich nach der Seite ab.

PETRÉN und INGVAR bezeichnen den hier vorhandenen Schwindel als „vertiges périphériques", da sie in Übereinstimmung mit GERTZ der Meinung sind, daß dieser Schwindel durch Impulse von den unteren Extremitäten und vom Rumpfe ausgelöst wird. Eine Vestibularisreizung kommt unter genannten Bedingungen in der Tat auch nicht in Frage, wie GERTZ folgerichtig ausführt. Es kann kaum zweifelhaft sein, mit GERTZ die Ursache dieses Schwindel in Vorgängen zu sehen, die nach Art des KOHNSTAMMschen Phänomens in den unteren Extremitäten ablaufen. Da aber, wie wir versucht haben, markierte Laufbewegungen (man stützt sich mit den Armen auf 2 Tischen und führt Laufbewegungen aus) nicht einfach solchen Schwindel erzeugen, muß obigem Experimente offenbar noch eine Besonderheit zukommen. Wenn man von nicht sehr wahrscheinlichen optokinetischen Einflüssen absehen darf, so liegt diese vielleicht darin, daß eben die Beine beim Laufen, solange sie Stützbeine sind, doch zeitweise der Zentrifugalkraft unterliegen, da sie ja auch bei ruhendem Körper immer um einen gewissen Betrag mitrotiert werden.

Eine weitere einschlägige Beobachtung machte KORNMÜLLER. Sitzt man, am besten im Dunkeln, auf einem Drehstuhle und macht bei festgehaltenem Kopfe ausgiebige rasche Drehbewegungen mit den Beinen und dem Rumpfe nach einer Seite, dieselben Bewegungen, aber langsam, nach der Gegenseite rhythmisch einige Male wiederholend, vermeint man nachher mit dem Unterkörper nach der Seite der raschen Bewegungen gedreht zu werden. Der Kopf scheint dabei ruhig stehenzubleiben. Im Stehen kann Unsicherheit (Zug nach einer Seite usw.), bei empfindlichen Personen evtl. auch Schwindel auftreten.

GOLDSTEIN und RIESE[1] konnten durch thermische Hautreize (Abkühlungen umschriebener Hautbezirke einer Halsseite) Nystagmus, Neigung und Drehung des Körpers, Fallen, Gangabweichung u. dgl. erzielen. Es fehlen nähere Berichte darüber, ob es dabei auch zu Bewegungswahrnehmungen kommen kann.

Bei starken Luftdruckerhöhungen (z. B. im Caisson) kommt es nicht selten zu Schwindelanfällen (BÁRÁNY, KOBRAK); es kann sich dabei um Vestibularisreizungen handeln.

Endlich ist hier anhangsweise der sog. „*Lagetäuschungen*" zu gedenken, die beim Schwindel sehr häufig vorkommen. Es wurde schon oben besprochen, daß die Lagewahrnehmungen durch geeignete Labyrinthreizungen beeinflußbar sind (Zentrifugalkraft). GRAHE[2] konnte zeigen, daß auch bei kalorischer Reizung der Labyrinthe „Lagetäuschungen" auftreten können, daß jedoch auch Kältereizung der Haut auf einer Halsseite Ähnliches bewirken kann. Über den physiologischen Mechanismus, der den Lagewahrnehmungen zugrunde liegen dürfte, vergleiche M. H. FISCHER (1928).

V. Physiologie des Schwindels.

Gewissermaßen schon als Voraussetzung für unsere Betrachtungen wurde oben festgestellt, daß der *Schwindel* einen *Bewußtseinsinhalt* darstellt. Bei der Analyse und vor allem bei der Besprechung des experimentellen Schwindels konnte immer wieder festgestellt werden, daß ein wesentlicher Teil des Bewußt-

[1] GOLDSTEIN, K. u. W. RIESE: Klin. Wschr. **4**, 1201, 1250 (1925).
[2] GRAHE, K.: Z. Ohrenheilk. **12**, 640 (1922) — Acta oto-laryng. (Stockh.) **11**, 158 (1927).

seinsinhaltes beim Schwindel von charakteristischen Lage- und Bewegungswahrnehmungen oder -täuschungen gebildet wird.

Es ist von vielen Seiten behauptet worden, es müßten „*Täuschungen*" über unsere Lage oder unseren Bewegungszustand vorhanden sein, wenn Schwindel auftreten soll. Eine Behauptung in dieser allgemeinen Form trifft unseres Erachtens nicht zu, wenn wir Bewegungstäuschungen oder Scheinbewegungen als Wahrnehmungen betrachten, die objektiv unrichtig sind und demgemäß mit einem intellektuellen Wissen in Widerspruch stehen (v. Kries).

Versuchen wir diese ablehnende Meinung näher zu begründen, so ist zunächst darauf aufmerksam zu machen, daß die *Grenze zwischen Bewegungswahrnehmungen und -täuschungen keineswegs immer scharf erscheint.* Es lassen sich z. B. Bedingungen am Drehstuhle finden, wo man eine CV hat und nicht anzugeben weiß, ob diese einer realen Rotation entspricht oder nicht. Oder wenn man im ruhenden Eisenbahnzug sitzt und der betrachtete Gegenzug auf dem Nebengleise fährt ab, dann kann man in der Tat im Zweifel bleiben, welcher von beiden Zügen fährt, wenn nicht andere Momente (gesehene fixe Gegenstände, sich drehende Räder, eigene Erschütterung beim Fahren usw.) Klärung bringen. Obwohl also unsere Urteile („Realurteile" im Sinne von v. Kries) falsch sind, werden wir uns der objektiven Unrichtigkeit nicht bewußt. In solchen und ähnlichen Fällen unterscheiden sich also die „Täuschungen", falls man hier überhaupt von Täuschungen im strengen Sinne des Wortes sprechen darf, subjektiv in keiner Weise von Wahrnehmungen.

Läßt sich nun die eben besprochene Frage vielleicht auch nicht ganz zweifelsfrei beantworten, so kann man aber mit Sicherheit zeigen, daß es Bedingungen gibt, unter denen Schwindel auftritt, wo von „Täuschungen" irgendwelcher Art keine Rede sein kann. Wenn man z. B., am besten abends, längs eines Eisenbahndammes geht und die beleuchteten Fenster eines vorbeifahrenden Zuges betrachtet, dann sieht man den Zug fahren — es handelt sich hier also um keine Täuschung — und vermag dabei nicht geradeaus zu gehen; man wird schwindlig, unsicher, schwankt nach der Seite und kann fallen. Unsere sonst zweckmäßigen *Koordinationsbewegungen beim Gehen sind gestört*, und diese *Störung wird* uns *bewußt*, wenngleich uns die *Ursache unklar* bleibt. Es handelt sich hier zweifellos um das *Eingreifen der optokinetischen Körperreflexe* in den Bewegungsmechanismus; diese bedingen, daß unsere Bewegungsleistungen anders ausfallen, als sie intendiert werden.

Bei genanntem Beispiele ist bereits auf eine *Besonderheit* speziell aufmerksam zu machen, die sehr häufig eine Vorbedingung für das Auftreten von Schwindel zu sein scheint, oder dieses wenigstens sehr begünstigt. Diese Besonderheit besteht darin, daß sich das Individuum in einem labilen Gleichgewichtszustande (Stehen) befindet oder noch besser aktive Gehbewegungen ausführt. Letzteren Fall könnte man auch etwa so charakterisieren, daß das Individuum mit seiner Umwelt aktiv in Beziehung tritt. Eine anscheinend recht gute Erläuterung für dieses Verhalten bringt folgender Versuch.

Wenn man nach einer vorausgegangenen Rotation sicher — evtl. gar mit fixiertem Kopfe — auf dem Drehstuhle sitzen bleibt, dann sind, unter Umständen sehr deutliche, CV vorhanden, aber Schwindel fehlt. Steht man aber mit geschlossenen Augen auf und versucht zu gehen, dann kann man unter Umständen ganz unsicher werden oder gar fallen, weil unsere Bewegungen anders ausfallen, als sie intendiert werden: man spürt einen Zug nach der Seite, korrigiert zuviel oder zuwenig, unterliegt evtl. auch, wenn CV besteht, eigenartigen Täuschungen über die Richtung beim Gehen. Gar arg ist es, wenn zufällig knapp nach der Rotation eine Lageänderung des Kopfes zur Schwerkraftrichtung vor-

genommen wird. Dann treten die obenerwähnten PURKINJE-CV auf, die mit einem sehr heftigen Fallgefühl und einer äußerst rapiden Fallreaktion verbunden sind. Ein Gehen, Stehen oder auch Sitzen ist unter solchen Umständen unmöglich, der *Schwindel* ist *immer* da. Und das Merkwürdigste ist, daß man immer gerade in entgegengesetzter Richtung fällt, als man zu fallen glaubt. Gerade bei diesem Schwindel sind auch *Gefühlsmomente* besonders betont, indem er zumeist mit besonderer Angst verknüpft erscheint. Doch sind offenbar diese Gefühlsmomente, ebenso wie die *Nausea*, die gerade hier sehr heftig sein kann, nicht maßgebend. Man kann nämlich diese Experimente, wie das einer von uns gemacht hat, zu bestimmten Zwecken vielfach wiederholen und sich dadurch die Angst — nicht die Nausea[1] — allmählich abgewöhnen: der Schwindel kommt trotz alledem regelmäßig wieder.

Aus dem Mitgeteilten darf nicht der irrige Schluß gezogen werden, daß wir etwa Gleichgewichtsstörungen im allgemeinen als Schwindel bezeichnen wollten. Das trifft wohl sicher nicht zu, denn es gibt — wie schon eingangs erwähnt — Gleichgewichtsstörungen ohne Schwindel. Andererseits scheint es uns aber ebensowenig richtig zu sein, Bewegungs- und Lagewahrnehmungen oder -täuschungen rundweg als Schwindel zu bezeichnen. Unseres Erachtens gehören beide zusammen zum Schwindel. Dies soll aber wieder nicht so verstanden werden, daß die Gleichgewichtsstörungen sich etwa unbedingt in grober Form (ROMBERG, Fallreaktion usw.) auswirken müßten. *Es genügt unseres Erachtens zum Zustandekommen von Schwindel, wenn sich Gleichgewichtsstörungen in unserem Bewußtsein neben Bewegungswahrnehmungen oder -täuschungen derartig bemerkbar machen, daß wir aus irgendeinem, uns nicht einfach erfaßbarem, Grunde nicht mehr die nötige Freiheit in unseren Bewegungen (Gehen, Stehen, Sitzen, Liegen) wie sonst haben, sondern daß eben jene Funktionen gestört sind.* Man könnte geradezu von einer *im Zusammenhange mit Bewegungswahrnehmungen oder -täuschungen bestehenden Koordinationsstörung* sprechen, deren *Auswirkungen uns bewußt werden.* Dabei bleibt also der *Schwindel ein Bewußtseinsinhalt* im strengsten Sinne des Wortes.

Unsere Anschauung gründet sich auf folgende bemerkenswerte Tatsachen:

Es gibt nicht eine einzige bisher bekannte experimentelle Methode zur Erzeugung von Schwindel, bei welcher neben Bewegungswahrnehmungen oder auch Bewegungstäuschungen nicht auch gleichzeitig objektive Reflexe oder Tendenzen dazu entständen, die letzten Endes zu Gleichgewichtsstörungen führen. Die nie fehlenden objektiven Zeichen müssen sich allerdings nicht ausnahmslos unmittelbar in groben Störungen des Gleichgewichtes bemerkbar machen, da gleichzeitig ein mehr oder minder bewußter *physiologischer Korrektionsmechanismus* einsetzt. Solange dieser Korrektionsmechanismus einigermaßen genügt, was ideal nie ganz der Fall ist, macht sich objektiv nur ein verstärktes Schwanken, subjektiv eine gewisse Unsicherheit, ein Zug nach der oder jener Seite u. dgl. bemerkbar. Erst wenn die physiologischen Korrektionsmechanismen ungenügend werden — etwa infolge einer Schädigung der nervösen Zentralorgane[2] — oder aus irgendeinem Grunde überrumpelt werden, dann treten grob nachweisbare Gleichgewichtsstörungen auf.

---

[1] Deshalb wird nicht allgemein geleugnet, daß es auch eine Gewöhnung an Nausea, wie z. B. auf See, gibt (vgl. das Kapitel: Die Seekrankheit). Durch das in genanntem Kapitel besprochene Medikament „Vasano" (STARKENSTEIN) kann man die Nausea fast völlig ausschalten, der Schwindel bleibt nichtsdestoweniger bestehen.

[2] Z. B. fiel ein Patient nach Resektion der rechten Kleinhirnhemisphäre unter dem Drehrade abnorm rasch um; unter dem Drehrade versagte die im Kompensationsstadium wiedergewonnene (labile!) Gleichgewichtshaltung vollkommen [M. H. FISCHER u. O. PÖTZL: Z. Neur. **119**, 163 (1929)].

Auch *beim pathologischen Schwindel* sind *wohl ausnahmslos* sog. *„objektive Schwindelzeichen"* vorhanden. Wenn sie sich auch hier nicht immer in grober Form bemerkbar machen müssen, so dürften sie doch mit feineren Prüfungsmethoden nachweisbar sein. Genauere Untersuchungen an Schwindelkranken — es scheint, daß solche nicht allzu häufig vorgenommen worden sind — würden dies mit großer Wahrscheinlichkeit bestätigen. Auf den leicht zu beobachtenden Nystagmus hat man dagegen allgemein großen Wert gelegt und hat ihn daher sehr häufig gefunden. Es ist aber kaum anzunehmen, daß der Nystagmus regelmäßig als isoliertes Symptom vorhanden ist; gewöhnlich wird er von anderen objektiven Erscheinungen, welche die Körpermuskulatur betreffen, begleitet.

Es ist bezeichnend, daß *gerade jene Autoren*, z. B. der feinsinnige Beobachter St. v. Stein, *die ein besonderes Gewicht auf die Bewegungswahrnehmungen bzw. -täuschungen legen, dann, wenn sie Schilderungen von Schwindelkranken bringen, immer wieder auf die Gleichgewichtsstörungen hinweisen*, denen die Kranken unterliegen.

Endlich ist die *Frage nach dem Verhältnisse der Bewegungswahrnehmungen und -täuschungen zu den Gleichgewichtsstörungen* keineswegs restlos entschieden. Sie ließ sich physiologisch experimentell einstweilen nicht lösen. Man kann die Meinung vertreten, speziell wenn es sich um vestibuläre Effekte handelt, daß beide unabhängig nebeneinandergehen; doch läßt sich diese Meinung nicht beweisen. Ja, es gibt Fälle, z. B. Fallreaktion und Purkinje-CV, wo das objektive Symptom, soweit die bisherigen Beobachtungen reichen, ausnahmslos mit der CV eng verknüpft zu sein scheint; ja, die Möglichkeit, daß die Fallreaktion die Folge der Purkinje-CV ist, läßt sich keinesfalls endgültig ausschließen. Recht schwierig stehen die Dinge auch bei den optokinetisch erzeugten Gleichgewichtsstörungen. Kurz, es liegen zahlreiche offene Fragen vor, die ganz gewiß einen abwartenden Standpunkt verlangen[1].

Die eine Art von Schwindel pflegt der Kliniker gerne als *„Drehschwindel"* zu bezeichnen, womit offenbar gesagt sein soll, daß hier Bewegungswahrnehmungen, speziell Drehwahrnehmungen bzw. -täuschungen des eigenen Ich, eine besondere Rolle spielen. Wenn wir den Ausdruck „Drehschwindel" im klinischen Teile beibehalten, so geschieht dies nur aus praktischen Gründen; man muß sich aber darüber klar sein, daß er zumindest in doppelter Hinsicht unkorrekt sein kann. Einmal sind die Bewegungswahrnehmungen beim Schwindel keineswegs ausnahmslos Drehwahrnehmungen (vgl. z. B. v. Stein, Leidler und Loewy). Weiter könnte aber durch diese Bezeichnungsweise nur zu leicht der Eindruck hervorgerufewerden, daß dieser Schwindel ein vestibulärer Schwindel ist. Daß dies eine vorgefaßte Meinung wäre, die keinesfalls erwiesen ist, wurde schon erwähnt und soll noch begründet werden.

Von dem genannten Schwindel läßt sich mit einer gewissen Berechtigung jener Schwindel abgrenzen, bei welchem „Vektionen", d. h. Bewegungswahrnehmungen des eigenen Ichs keine primäre Rolle zu spielen scheinen. Hierher wäre z. B. der *Schwindel bei Augenmuskellähmungen* zu rechnen. Es möchte den Eindruck machen, als könnten wir hier das Zustandekommen des Schwindels leichter verstehen. Leute mit Augenmuskellähmungen unterliegen besonders bei Blickintentionen sehr leicht optischen Lagetäuschungen und optischen Scheinbewegungen. Sie sehen z. B. Gegenstände doppelt, verdreht, schief stehen, den Fußboden abschüssig oder ansteigend u. dgl. m. Wenn sie sich nun in Bewegung setzen, so ergibt sich eine merkwürdige *Nichtübereinstimmung zwischen optischer Lokalisation* (*Raumwahrnehmung*) und *haptokinästhetischer Bewegungsfolge*. Das ließ sich auch besonders schön bei einem von uns ausgeführten An-

[1] Daß Gleichgewichtsstörungen umgekehrt ohne Bewegungswahrnehmungen, -täuschungen vorkommen, ist kaum zu bezweifeln. Doch gibt es auch Autoren, z. B. Leiri [Z. Ohrenheilk. **17**, 381, 392 (1927)], welche die Labyrinthe nicht als direkte Receptoren für Bewegungswahrnehmungen ansehen; sie glauben vielmehr, daß die Bewegungswahrnehmungen erst sekundär über die Labyrinthreflexe zustande kommen.

ästhesieexperimente an den Augenmuskeln, wo es sich also bestimmt um einen rein peripheren Eingriff handelte, beobachten. Wird z. B. der Fußboden abschüssig gesehen, dann werden beim Gehen entsprechende Bewegungen intendiert und ausgeführt, die sich dann als unzweckmäßig erweisen und die Versuchsperson stören, ganz unsicher machen können. Dazu kommen noch Scheinbewegungen bei Blickintentionen und Kopfbewegungen, welche die Unsicherheit der Bewegungsleistungen noch vermehren. Das Zusammenwirken aller dieser Faktoren scheint hier den Schwindel auszumachen, ohne daß Vektionen vorhanden sind. Dafür zeugt schon, daß der Schwindel in der Regel fast momentan verschwindet, wenn die Augen geschlossen werden; dann erfolgen die Bewegungsleistungen zumeist ganz sicher und bestimmt.

Unter die eben besprochene Kategorie des Schwindels wäre vielleicht auch jener *Schwindel* zu rechnen, der auf *optische Scheinbewegungen* zurückzuführen sein mag, die in gewisser Abhängigkeit von einem vorhandenen Nystagmus stehen. Es gibt Autoren, welche diesen Schwindel einfach dem „Drehschwindel" zurechnen würden. Darin ist gewissermaßen schon die Anschauung enthalten, daß der den Schwindel verursachende Nystagmus irgendwie mit dem Vestibularorgane in Verbindung steht; das würde dann wieder darauf hinzielen, den Schwindel ganz allgemein als ein Vestibularissymptom anzusehen. Es dürfte aber kaum berechtigt sein, jeden typischen Spontannystagmus als vestibulär bedingt anzusehen; jedenfalls fehlen für eine derartige Auffassung die nötigen Grundlagen.

Da wir oben im experimentellen Teile den Nachweis bringen konnten, daß Vektionen und Scheinbewegungen der äußeren Gegenstände in eigenartiger Weise vikariieren können, so ist es wohl nicht verfehlt, darauf hinzuweisen, daß die von uns aufgestellten Kategorien des Schwindels nicht streng voneinander getrennt werden können. Es werden sich vielmehr hier *fließende Übergänge* vorfinden.

Bleibt endlich die Frage, ob es zweckmäßig ist, jene *Erscheinungen*, die einer *Synkope* (*Bewußtseinsverlust*) *vorausgehen* können und die auch unter anderen Bedingungen vorkommen, gleichfalls als Schwindel zu bezeichnen. Es dürfte jedenfalls kaum erfolgreich sein, den diesbezüglichen Sprachgebrauch bekämpfen zu wollen. Um eine gewisse Differenzierung zu geben, hat ja anscheinend auch der Kliniker den typischen Schwindel (im Gegensatz zu den Erscheinungen, die der Synkope vorangehen) als „Drehschwindel" zu bezeichnen versucht. Ist jener andere „Schwindel" nun auch in mannigfacher Hinsicht vom „Drehschwindel" verschieden, so ist doch kaum zu leugnen, daß auch mancherlei gemeinsame Züge vorliegen. Doch mahnen uns anscheinend die vielen Unklarheiten unseres Problems, den Namen „Schwindel" in Hinkunft nicht einfach schlechthin als Schlagwort zu verwenden, sondern sich die Mühe zu nehmen, allmählich zu einer schärferen Abgrenzung des Begriffes zu gelangen.

Im Anhange daran seien einige kurze *Ausführungen*, zunächst allerdings *spekulativer Natur*, erlaubt, die vielleicht imstande sein dürften, wenigstens heuristisch bei der weiteren Erforschung des Schwindelproblems einiges zu leisten.

Es ist klar, das es uns nicht genügen darf, den Schwindel psychologisch zu erfassen. Wir machten schon eingangs darauf aufmerksam, daß es notwendig ist, die physiologischen Grundlagen zu kennen. Eine endgültige Befriedigung können wohl aber erst die *Erkenntnisse der neuro-physiologischen Vorgänge*, die dem Schwindel zugrunde liegen, bringen. Mit diesem Schritte begeben wir uns allerdings in ein bisher so gut wie unbekanntes Neuland. Es sind uns ja nicht einmal im entferntesten die mit den Bewegungswahrnehmungen verknüpften neurophysiologischen Vorgänge bekannt. Mit Ausnahme des auch hypothetischen Fasciculus vestibuloreticularis (Held) kennen wir nicht einmal sichere zentrale

Verbindungen der Vestibulariskerne. Auch nach einer Vertretung des Vestibularis in der Großhirnrinde hat man bisher vergeblich gesucht, höchstens unsichere Vermutungen sind geäußert worden.

Wir haben nun im experimentellen Teile unserer Ausführungen ausdrücklich auf die Tatsache aufmerksam gemacht, daß Bewegungswahrnehmungen des eigenen Ichs keineswegs allein vom Vestibularis erzeugt werden können. Wir konnten zeigen, daß sie auch optokinetisch, akustokinetisch, evtl. auch haptokinetisch usf. zustande kommen können. Dies weist auf die Wahrscheinlichkeit hin, daß viele, wenn nicht alle Sinnesorgane beteiligt sein können. Man könnte nun die derzeit allerdings unbewiesene *Annahme* machen, daß die *Erregungen von allen diesen Sinnesorganen, welche zu Vektionen führen, auf einer gemeinsamen Endstrecke oder wenigstens auf einem gemeinsamen Endfelde zusammentreffen*[1].

Anhaltspunkte für das *Zustandekommen der Vektionen* ließen sich vielleicht finden, wenn man die Tatsache berücksichtigt, daß in *allen jenen Fällen*, wo durch Sinnesreizungen *Vektionen* erzeugt werden, *auch ein Nystagmus* oder wenigstens nystagmusähnliche Augenzuckungen bestehen. Da sich nun für die optokinetisch entstehenden CV ein engerer Zusammenhang mit dem Nystagmus bzw. dessen räschen Phasen aus mannigfachen Gründen mit recht großer Wahrscheinlichkeit ergeben hat und auch noch andere Argumente in derselben Richtung gehen, so könnte man den *jeweiligen Nystagmus bzw. die damit verbundenen zentral-nervösen Vorgänge mit dem Auftreten der CV in Beziehung bringen*[2]. Man müßte dann freilich auch bei Vestibularisreizung einen Einfluß des bestehenden Nystagmus auf die CV zugestehen, was ja übrigens schon mehrmals (z. B. von Bárány) angenommen worden ist. Da aber beim Vestibularapparate grundsätzlich andere Verhältnisse vorliegen, wäre man nicht unbedingt gezwungen, einen direkten Einfluß auf die CV zu negieren.

Solche Gedanken ließen sich nun noch weiterspinnen. Sie laufen einstweilen darauf hinaus, den *Augenmuskeln bzw. ihrem zentral-nervösen Apparate eine charakteristische Funktion eigener Art zuzuerkennen*[3]. Sollten solche Vermutungen nicht irrig sein, dann wäre es vielleicht möglich, von den Augenmuskeln ausgehend jene zentralen Verbindungen zu finden, die man in Verfolgung des Vestibularis bisher so vergeblich gesucht hat[4]. Ob man dabei zu der in mancher Hinsicht so interessanten Parietalregion[5] kommen würde, das müssen spätere Untersuchungen lehren.

Wenn wir uns auch des rein hypothetischen Charakters solcher Gedankengänge völlig bewußt sind, so sind sie doch vielleicht nicht absurd. Freilich ließ sich ihre Berechtigung hier nicht näher begründen. Sie zielen letzten Endes darauf hinaus, dem Vestibularis seine unseres Erachtens zu Unrecht zuerkannte dominante Stellung auch auf diesem Gebiete wesentlich einzuschränken.

Konnten wir schon über das Zustandekommen der Vektionen nur unbegründete Vermutungen äußern, so ist es klar, daß sich über den noch komplexeren

---

[1] Das ist freilich nicht die einzige Denkmöglichkeit. Man könnte sich z. B. auch corticale Verbindungen zwischen den einzelnen Sinnessphären vorstellen.

[2] Neben dem Nystagmus bestehen freilich noch andere Reflexe, deren eventuelle Mitwirkung vorderhand nicht auszuschließen ist.

[3] Betreffs der optischen Raumwahrnehmung (Lokalisation) wird den Augenmuskeln bzw. deren zentralem Apparate schon seit langem eine bestimmte sensorische Funktion zugeschrieben. Vgl. u. a. den Begriff des „Spannungsbildes" von A. Tschermak (zusammenfassend in ds. Handb. **12** II, 834ff.) und des „Stellungsfaktors" von J. v. Kries (1923).

[4] Diesen Gedanken näher zu begründen, ist hier nicht der Ort. Er fundiert auf Erfahrungen aus mannigfaltigen Experimenten, die erst an anderer Stelle näher ausgeführt werden können.

[5] Vgl. dazu K. Goldstein: Dies. Handb. **10**, 805ff. (1927).

Schwindel kaum etwas einigermaßen Bestimmtes aussagen läßt. Doch können möglicherweise die angeschnittenen Probleme auch hier Wege anbahnen, deren Beschreitung vielleicht nicht ganz unfruchtbar sein dürfte.

VI. Klinik des Schwindels.

Vorbemerkungen.

Wenn auch unsere physiologischen Ausführungen über das Zustandekommen der Bewegungs-, Lagewahrnehmungen und -täuschungen und des Schwindels recht breit erscheinen mögen, so waren sie u. E. doch wohl notwendig. Wir konnten u. a. zeigen, daß das Zustandekommen des allgemein so bezeichneten „*Drehschwindels*" nicht ausnahmslos an eine Reizung des Vestibularorgans — sei es peripher, sei es zentral nervös — gebunden sein muß, sondern daß auch durch Reizungen verschiedener Sinnesorgane ganz der gleiche „Drehschwindel" ausgelöst werden kann. Diese Erkenntnis dürfte für die Pathogenese der Schwindelzustände nicht unwichtig sein und offenbar oft zu anderen Anschauungen führen, als sie bisher in der Regel geäußert worden sind.

Es ist wohl kaum anzunehmen, daß zwischen dem experimentell erzeugten und dem Schwindel bei Erkrankungen irgendwelcher Art prinzipielle Unterschiede bestehen. Allerdings muß hier bemerkt werden, daß der Begriff „Schwindel" in der Klinik häufig sehr weit gefaßt wird, so daß er Erscheinungen beinhaltet, die offensichtlich gar nicht zum Wesen des Schwindels gehören. Man rechnet gar nicht selten Erscheinungen wie Schwarz- oder Nebligwerden vor den Augen, Farbenhalluzinationen, Kopfdruck, Kopfschmerz, Eingenommensein des Kopfes, Gefühl des Berauschtseins, Zittern, Übelkeiten in Form von Brechreiz oder heftigem Erbrechen, verschiedene Gleichgewichtsstörungen zum Schwindel, Erscheinungen, die gewiß nicht selten als Begleitsymptome des Schwindels vorkommen können. Zweifellos gehört aber ein Teil dieser Erscheinungen strenggenommen gar nicht hierher. Man hat deshalb versucht (z. B. Brunner 1926), einen labyrinthären von einem nichtlabyrinthären Schwindel zu unterscheiden. Der labyrinthäre solle sich entweder als Dreh- oder Tastschwindel äußern; Brunner rechnet zu letzterem auch das Gefühl, daß der Körper nach irgendeiner Seite hingezogen wird („Lateropulsion"). Daß diese beiden Schwindelarten aber keinesfalls nur vom Vestibularapparate ausgelöst werden können, wurde wiederholt ausgeführt. Eine solche Einteilung könnte also leicht zu irrtümlichen Auffassungen Anlaß geben.

Wenn wir nun im folgenden versuchen, eine Übersicht über die Pathogenese des Schwindels zu geben, so wird sich dabei kaum vermeiden lassen, daß dabei Erkrankungen usw. angeführt werden, bei welchen der typische Schwindel, wie wir ihn oben experimentell charakterisiert haben, gar nicht vorkommen mag. Das liegt daran, daß die einzelnen Autoren vielfach nicht näher berichten, was sie unter Schwindel verstehen.

Unsere folgende Zusammenstellung hat noch unter einem großen Mißstande zu leiden. Dieser besteht eben darin, daß man sich von klinischer Seite, in zweifellos oft mangelhafter Kenntnis der physiologischen Grundlagen, sehr häufig mit großer Emsigkeit bemüht hat, den Schwindel unter allen Umständen mit dem Vestibularorgane irgendwie in Beziehung zu bringen. Es fehlen uns deshalb fast ausnahmslos klinische Anhaltspunkte für den Schwindel anderer Genese.

Pathogenese.

1. Schwindel bei Erkrankungen des Vestibularapparates.

A. Exogen ausgelöste Schwindelanfälle.

a) Schwindel bei und nach raschen Kopfbewegungen.

Es ist eine altbekannte Tatsache, daß *durch Kopfbewegungen*[1], speziell wenn sie eine gewisse Geschwindigkeit überschreiten, unter pathologischen Verhältnissen ein heftiger Schwindel, begleitet von Nystagmus, Gleichgewichtsstörungen, Nausea u. dgl., ausgelöst werden kann. Schon Menière hatte diese Beobachtung gemacht, weshalb lange Zeit für dergleichen Erscheinungen der Ausdruck „Menièresche Anfälle" verwendet wurde. Borries[2] hat über so ausgelöste Anfälle

[1] Vgl. dazu H. Brunner: Arch. Ohrenheilk. **114**, 81 (1925).

[2] Borries, G. V. Th.: Mschr. Ohrenheilk. **57**, 644 (1923); auch separat Wien-Berlin: Urban & Schwarzenberg 1923. Dort auch ausführliche Literaturangaben.

im Anschlusse an Adler, Baldenweck, Brunner, Buys, Oppenheim, Ruttin u. a. ausführliche Untersuchungen angestellt, auf welche hier verwiesen sei. Es handelt sich wohl in der Mehrzahl der Fälle um eine starke Übererregbarkeit des Vestibularapparates, so daß schon relativ schwache Reize relativ schwere Folgen nach sich ziehen. Es kommt aber auch vor, daß ein bereits bestehender Schwindel, Nystagmus usw., z. B. verursacht durch partielle oder totale einseitige Labyrinthausschaltung, durch solche Kopfbewegungen ganz besonders verstärkt wird. Die Richtung der ausgelösten CV, ebenso wie die Richtung des Nystagmus ist sehr verschieden gefunden worden. Wie M. H. Fischer und C. Veits[1] an Normalen gezeigt haben, hängt dies zweifellos damit zusammen, daß man nicht genügend auf den Verlauf der raschen Kopfbewegung (Verhältnis der Anfangsbeschleunigung zur Endverzögerung) geachtet hat. Bei Berücksichtigung letzterer Bedingungen finden sich ganz bestimmte Regeln.

In den Fällen, wo es sich um eine Übererregbarkeit des Vestibularapparates handelt, kann man bei der Funktionsprüfung feststellen, daß schon durch ganz geringe Drehreize oder Wasserspülungen (speziell mit der Minimalspülmethode von Kobrak) und auch durch Galvanisation sehr häufig heftiger Schwindel und starke Gleichgewichtsstörungen ausgelöst werden.

b) Schwindelanfälle bei bestimmten Lagen des Kopfes im Raume.

Es ist schon seit langem bekannt, daß bei Einnahme bestimmter Lagen des Kopfes im Raume plötzlich starke Schwindelanfälle mit Nystagmus auftreten können. So teilt z. B. v. Stein eine Reihe von diesbezüglichen interessanten Krankengeschichten mit. In neuerer Zeit hat man dieser Erscheinung vielfach eine sehr große Aufmerksamkeit zugewendet und versucht, sie mit Erkrankungen der Otolithen resp. Maculae in Zusammenhang zu bringen. Zahlreiche solche Beobachtungen stammen von Bárány, Borries[2], Voss, Brunner, Dusser de Barenne, Buys, Schönlank, Lund, Berggren, Kragh, Kobrak, Simons, Holmgreen, Nylén[3] u. a. Nylén[4] konnte in einer experimentellen Studie an Meerschweinchen zeigen, daß man die Disposition zu solchen Nystagmusanfällen durch experimentelle Schädigung der Labyrinthe mittels der Zentrifugiermethode von Wittmaack (Abschleuderung der Otolithen) erzeugen kann. Lorente de Nò[5] hat schon an normalen Kaninchen in ungewohnten Körperlagen, besonders in Rückenlage, einen Nystagmus beobachten können. Diese eigentümlichen Erscheinungen sind also zweifellos als eine Art Lagereflex anzusehen. Jedoch ist man wohl in der Mehrzahl der Fälle sicher nicht berechtigt, solche Erscheinungen ohne genügende Beweise mit den Otolithen in Zusammenhang zu bringen, ist ja doch schon strittig, ob normalerweise die Otolithen allein einfach als die Lagerezeptoren angesehen werden dürfen. Es ist zweifellos, daß es sich in der überaus großen Mehrzahl der Fälle um Erkrankungen des zentralen Nervensystems handelt.

c) Schwindel bei mechanischen bzw. traumatischen Einwirkungen auf den Vestibularapparat.

Wie schon oben erwähnt, kommt es häufig bei *Caissonarbeitern* zu Auftreten von Schwindel, Ohrensausen u. dgl. Ein Teil dieser Erscheinungen dürfte wohl

---

[1] Fischer, M. H. u. C. Veits: Pflügers Arch. **216**, 565 (1927).

[2] Borries, G. V. Th.: Mschr. Ohrenheilk. **57**, 644 (1923) mit ausführlichen Literaturangaben.

[3] Nylén, C. O.: Acta oto-laryng. (Stockh.) **6**, 106 (1924); **7**, 335 (1925). — An neuerer Literatur vgl. weiter: A. de Kleijn u. Nieuwenhuyse: Ebenda **11**, 155 (1927). — Kelemen, G.: Mschr. Ohrenheilk. **60**, 1156 (1926).

[4] Nylén, C. O.: Acta oto-laryng. (Stockh.) **9**, 179 (1926).

[5] Lorente de Nò, R.: Acta oto-laryng. (Stockh.) **11**, 301, 362 (1927).

auf die Steigerung des Luftdruckes[1] im Innenohr zurückzuführen sein. Ein anderer Teil hängt aber zweifellos damit zusammen — die Caissonerkrankung kommt in der Regel erst nach dem Entschleußen zum vollen Ausbruch —, daß durch Gasembolien infolge zu raschen Entschleußens im zentralen Nervensystem ischämische Herde auftreten (vgl. BÁRÁNY 1912).

Daß auch *Schwindelanfälle beim raschen Sinken von Flugzeugen* um mehrere hundert Meter nicht selten auftreten, hat VAN WULFFTEN-PALTHE besonders vermerkt. Schuld daran ist in der Regel, daß es nicht immer gleich gelingt, durch Tubeneröffnung einen Ausgleich des Druckes im Cavum tympani mit dem äußeren Luftdruck zustande zu bringen, speziell wenn infolge von katarrhalischen Prozessen die Tubenschleimhaut geschwollen ist. Gelingt dies dann plötzlich, so bewirkt die plötzliche Drucksteigerung im Mittelohre Schwindel, wobei Suffusionen, Blutungen im Mittelohre auftreten können[2].

Direkte mechanische Schädigungen des Labyrinths kommen häufig bei Schädeltraumen[3] (Schädelbasisbrüchen u. dgl.) vor. Blutungen ins Labyrinth, Zerreißungen des Nervus vestibularis und andere Schädigungen sind die häufige Folge. Unter solchen Umständen treten, wenn der Patient aus der Bewußtlosigkeit erwacht, gelegentlich noch Schwindelerscheinungen mit verschiedenen Begleitsymptomen auf (Näheres vgl. BÁRÁNY 1912).

Zu den mechanischen Reizen, welche Schwindel auslösen können, gehört auch der GELLÉsche Versuch (Pressions centripètes); dieser fällt besonders bei Labyrinthfisteln positiv aus, d. h. wenn es aus entzündlichen Ursachen zu einer Usur der knöchernen Wand, meistens des horizontalen Bogengangs, gekommen ist. Der GELLÉsche Versuch spielt in der Klinik bei der Prüfung des „Labyrinthfistelsymptomes" eine besondere Rolle.

B. Sogenannter spontaner Schwindel.

Bei fast allen *Erkrankungen, besonders entzündlichen*[4], *des Mittel-* und *Innenohres* (*Labyrinthitis*) ist der „*Spontanschwindel*" ein fast regelmäßiges Begleitsymptom. Neben diesem Schwindel sind dabei gleichzeitig Nystagmus und verschiedenartige objektive Gleichgewichtsstörungen vorhanden. Der Schwindel und diese objektiven Zeichen sind entweder der Ausdruck eines Reizzustandes des erkrankten Labyrinthes oder aber der Ausdruck einer funktionellen Aus-

---

[1] Es ist angegeben worden, daß dabei Transsudationen oder Blutungen im Labyrinth auftreten. Mächtige Drucksteigerungen gibt es unter Umständen auch bei starken Detonationen, wo es auch zu Zerreißungen des Trommelfells kommen kann. Leute mit durchlöchertem Trommelfell sind dann beim Baden infolge Auftretens heftigen Schwindels unter Umständen sehr gefährdet, besonders wenn außerdem ein kurzer, weiter Gehörgang vorhanden ist; darauf hat A. GÜTTICH [Münch. med. Wschr. **74**, 1919 (1927)] aufmerksam gemacht.

[2] Vgl. auch A. REJTÖ: Orv. Hetil. (ung.) **71**, 1345 (1927). Nach diesem Autor sollen auch Cerumenpfröpfe und Trommelfellnarben gelegentlich Anlaß zu Schwindel geben.

[3] BALDENWECK, L.: Arch. internat. Laryng. etc. **4**, 641 (1925).

[4] An neuerer Literatur dazu vgl. L. BALDENWECK: Arch. internat. Laryng. etc. **2**, 136 (1923). Dieser Autor macht besonders auf die Bedeutung chronischer, nichtentzündlicher Labyrintherkrankungen für den Schwindel aufmerksam und konnte an Hand sehr eingehender Untersuchungen feststellen, daß das Vorhandensein von Nystagmus, wenn nicht von vornherein mit Schwindel verknüpft, doch fast regelmäßig das Auftreten von Schwindel erwarten läßt. Bei stärkeren Schwindelattacken wurde gleichzeitig eine Verstärkung des Nystagmus gefunden. Es sei aber darauf hingewiesen — vgl. z. B. BRUNNER 1924 —, daß die Stärke des Nystagmus mit der Heftigkeit des Schwindels nicht immer parallel geht. Weiter vgl. G. PORTMANN: J. Laryng. a. Otol. **43**, 860, 879 (1928). — FREMEL, F. u. R. LEIDLER: Mschr. Ohrenheilk. **57**, 1 (1923). — HOFF, H. u. P. SCHILDER: Dtsch. Z. Nervenheilk. **103**, 145 (1928). — WATSON-WILLIAMS, E.: Bristol med.-chir. J. **44**, 119 (1927). — HUBBY, L. M.: Arch. of Otolaryng. **6**, 405 (1927).

schaltung[1] des erkrankten Labyrinthes. Es führen nämlich Labyrinthausschaltungen, sei es durch entzündliche Prozesse, Blutungen, durch Operation, zu einem mehrere Tage, unter Umständen Wochen andauernden heftigen Schwindel.

Auch *Erkrankungen des Nervus vestibularis* machen in der Regel gleiche Erscheinungen. Neuritiden des Nervus vestibularis kommen u. a. bei Grippe, Rheumatismus, Fleckfieber, Lues (häufig kompliziert durch Meningitis basilaris) vor.

2. Schwindel bei lokalen Erkrankungen in der hinteren Schädelgrube, speziell des Kleinhirns[2].

Bei *raumbeengenden Prozessen in der hinteren Schädelgrube*, welche *mit Druckerhöhung* einhergehen, wird *Schwindel* als ein *fast regelmäßiges Symptom* notiert. Man hat sehr häufig die Frage aufgeworfen, ob man den Schwindel („Drehschwindel") als ein Herdsymptom für Erkrankungen des Kleinhirns oder nur als eine „Fernwirkung" auf die Vestibulariskerne (auch Vestibularisnerven), soweit diese nicht selbst von dem Prozesse ergriffen sind, ansehen darf. Diese Frage konnte bisher trotz aller Bemühungen nicht einwandfrei beantwortet werden.

Es ist zunächst einmal sicher, daß man oft imstande ist, durch einfache *palliative Eröffnung der hinteren Schädelgrube*[3] — aber selbst schon durch einfachere *Liquordruckentlastung:* Lumbalpunktion, Suboccipitalstich — bei solchen raumbeengenden Prozessen den *Schwindel wesentlich* zu *vermindern.* Dies deutet mit Sicherheit darauf hin, daß der Schwindel in diesen Fällen wenigstens zum Teil durch Liquordrucksteigerung hervorgerufen wird. Eine Reihe von Autoren, wie Portmann[4], Hautant[5] und Mitarbeiter, Piéchaud und Siméon[6] u. a., ist zu einer bestimmten Anschauung über das Entstehen dieses Schwindels bei der Drucksteigerung in der hinteren Schädelgrube gekommen. Bekanntlich liegt der Saccus endolymphaticus, welcher durch den Ductus endolymphaticus mit der Endolymphe im Labyrinthe kommuniziert, auf der Felsenbeinpyramide. Die Autoren stellen sich nun vor, daß sich auf diesem Wege die Druckerhöhung bis in das Labyrinth fortpflanzt und so zu Schwindel Anlaß gibt. Portmann[7] unterscheidet von dieser exolabyrinthär bedingten Labyrinthdrucksteigerung noch die aus endolabyrinthärer Ursache und schlägt als therapeutische Maßnahme gegen diese eine Dekompression des Labyrinths nach einer von ihm angegebenen Methode vor.

Ist die Idee der genannten Autoren gewiß sehr geistreich, so ist sie doch nicht die einzige Denkmöglichkeit. Es läßt sich kaum ausschließen, daß die direkte Druckwirkung auf die Hirnsubstanz nicht auch mit Veranlassung zu Schwindel geben kann.

Ganz sicher aber besteht *in* überaus *vielen Fällen bei Kleinhirnerkrankungen auch nach einer dauernden Druckentlastung Schwindel* fort. Soweit es sich in solchen Fällen um Prozesse handelt, welche direkt die Vestibulariskerne mitaffizieren oder wenn bei Kleinhirnabscessen die Eiterung auf den Vestibularisstamm bzw.

[1] Demgemäß findet sich sehr vielfach auch bei heftigem Schwindel eine bemerkenswerte Untererregbarkeit des erkrankten Labyrinthes. Darauf macht u. a. auch J. Spira [Polska Gaz. lek. **5**, 799 (1926)] aufmerksam.

[2] Vgl. dazu das Übersichtsreferat von R. Bing: Schweiz. Arch. Neur. **16**, 3 (1925).

[3] Vgl. hierzu M. H. Fischer u. O. Pötzl: Z. Neur. **119**, 163 (1928).

[4] Portmann, G.: Presse méd. **34**, 1635 (1926).

[5] Hautant, A.: J. de Neur. **25**, 195 (1926). — Hautant, A., J. Durand u. M. A. Aubry: Ann. Mal. Oreille **44**, 1049 (1925).

[6] Piéchaud, F. u. H. Siméon: Progrès méd. **53**, 1951 (1925).

[7] Portmann, G.: Presse méd. **34**, 1635 (1926).

auf die Felsenbeinpyramide und so auf das Innenohr übergreift (FREMEL[1, 2]), so ist die Genese des Schwindels natürlich vollkommen klar. Es handelt sich dann um einen typischen labyrinthären Schwindel. Zu solchen Erkrankungen gehören auch die Kleinhirn-Brückenwinkeltumoren, die bekanntlich Octavustumoren sind. Nach BRUNNER ist der Schwindel bei diesen häufiger vom Charakter eines Tast- als eines Drehschwindels. Anders aber liegen die Verhältnisse, wenn es sich um lokale Erkrankungen (Tuberkel, Embolien mit nachfolgenden Erweichungen, Cysten, Hämangiome usw.) handelt, die topisch so gelegen sind, daß eine unmittelbare Beziehung mit den vestibulären Endstätten nicht vorliegt. Es ist häufig die Frage aufgeworfen worden, ob der „Drehschwindel" in solchen Fällen ein Herdsymptom ist oder ob es sich, wie der Kliniker sich auszudrücken pflegt, um eine „*Fernwirkung*"[3] auf die Vestibulariskerne handelt. Nach dem vorliegenden Tatsachenmaterial läßt sich eine strikte Entscheidung dieser Fragen kaum geben.

Manche Autoren, z. B. STEWART und HOLMS[4], haben angegeben, daß der Kleinhirnschwindel eine bestimmte Richtung besitzt, insofern als die Scheinbewegungen der Objekte nach der gesunden Seite hin erfolgen sollen, was einem Nystagmus nach der gesunden Seite hin entsprechen würde, und die CV des Körpers nach der kranken Seite hin gerichtet sein soll. BRUNNER konnte diese behauptete Gesetzmäßigkeit übereinstimmend mit vielen Autoren (OPPENHEIM u. a.) nicht bestätigt finden.

Auch *Tumoren im Bereiche des IV. Ventrikels* verursachen in der Regel Schwindel. Dieses Symptom wird geradezu als charakteristisch für solche Erkrankungen angegeben. Es handelt sich hauptsächlich darum, daß der Schwindel besonders bei Lageveränderungen mit großer Heftigkeit auftritt (sog. BRUNNSches Symptom). Derartige Zustände finden sich nicht nur bei Cysticerken und beweglichen Tumoren des IV. Ventrikels, sondern auch bei festsitzenden, z. B. Ependymomen (vgl. dazu O. MARBURG 1926, BÁRÁNY 1912, wo sich auch nähere Literaturangaben finden).

Bei *Ponstumoren* und *Tumoren der Medulla oblongata* ist der Schwindel eine häufige Begleiterscheinung. Jedoch handelt es sich hier in vielen Fällen nicht mehr um einen einfachen „Drehschwindel", sondern um einen Schwindel, der zum Teil durch Orientierungsstörungen hervorgerufen ist, welche die Folge von Augenmuskellähmungen sind. Es ist ja klar, daß es bei Geschwülsten des verlängerten Markes und der Brücke oft zu Hirnnervenschädigungen kommen muß.

Es ist an dieser Stelle wohl am günstigsten, nochmals auf den *Schwindel bei Augenmuskellähmungen*, seien sie peripher oder zentral hervorgerufen, hinzuweisen. Dieser Schwindel wird in der Regel dadurch hervorgerufen, daß die optische Raumwahrnehmung zu Täuschungen Anlaß gibt und die Kranken bei Bewegungsintentionen infolgedessen falsche Bewegungskoordinationen ausführen.

Vierhügeltumoren sind verhältnismäßig selten von Schwindel begleitet; sofern solcher vorkommt, scheint er auch öfters mit Doppeltsehen (Augenmuskelparesen) zusammenzuhängen (nach O. MARBURG 1926).

---

[1] FREMEL, F.: Mschr. Ohrenheilk. **57**, 517 (1923); **59**, 710 (1925); **60**, 128 (1926).

[2] Auch umgekehrt gibt es otogene Kleinhirnerkrankungen. Über die Differentialdiagnose zwischen entzündlichen Labyrinth- und otogenen Kleinhirnerkrankungen vgl. TH. NÜHSMANN: Arch. Ohrenheilk. **113**, 290 (1925).

[3] Wenn es sich um „Fernwirkungen" handeln sollte, wäre daran zu denken, daß solche nicht allein das Vestibularissystem beeinflussen, sondern auch andere Systeme, z. B. Augenmuskelkerne u. a., welche nach unseren physiologischen Betrachtungen mit der Genese des Schwindels auch zu tun haben könnten.

[4] STEWART, G. R. u. HOLMES: Brain **27**, 522 (1904).

3. Großhirnschwindel.

Daß der Schwindel ein Bewußtseinsinhalt ist, wird niemand bezweifeln wollen. Es erscheint gerade aus diesem Grunde recht merkwürdig, daß es bisher nicht gelungen ist, den Schwindel als Herdsymptom bei gewissen Erkrankungen des Großhirns, besonders der Rinde nachzuweisen. Wenn Brunner sagt: „Das Auftreten von Drehschwindel als Herdsymptom bei den *Erkrankungen des Großhirns* ist im höchsten Grade unwahrscheinlich, denn wir kennen keine direkten Verbindungen zwischen Vestibularis und Großhirn", so schießt eine solche Behauptung doch wohl über das Ziel hinaus. Wenn wir auch keine Verbindungen zwischen Vestibularis und Großhirn kennen, so kann damit doch nicht gesagt sein, daß solche überhaupt fehlen müßten. Weiter haben wir schon wiederholt darauf hingewiesen, daß keine Notwendigkeit besteht, daß jeder typische Schwindel ein Vestibularisschwindel sein muß.

Man hat am häufigsten bei *Stirnhirntumoren* „Drehschwindel" gefunden (Bruns, Hitzig[1], Feuchtwanger[2] u. a.). Wegen der Beziehungen des Stirnhirns zum Kleinhirn und zum Vestibularapparate ist man auch hier meist geneigt gewesen, diesen Schwindel als vestibulären („Fernwirkung") anzusehen. Ob man diese Anschauung unbedingt aufrechterhalten kann, dürfte zu bezweifeln sein[3]. Es sei auf einen besonderen Fall von C. Veits[4] hingewiesen, bei welchem sich eine sichere Beziehung der Stirnhirnerkrankung zum sog. „präzentralen Blickzentrum" ergeben hat. Noethe[5] ist geneigt, den Nystagmus bei Stirnhirnerkrankungen auf Mitbeteiligung des „präzentralen Blickzentrums" zu beziehen. Es ist deshalb nicht von der Hand zu weisen, daß möglicherweise dieser Nystagmus u. a. ursächlich für den Schwindel mit in Betracht kommen könnte[6].

Hitzig und Bruns weisen beide darauf hin, daß auch *Tumoren der Zentralregion* sehr häufig von Drehschwindel begleitet sind. Erweichungen und Blutungen im Großhirn zeigen nach Brunner niemals Drehschwindel als Herdsymptom. Dabei wird nicht bestritten, daß Schwindel unter den Prodromalsymptomen einer Blutung, also vor dem Eintreten der Bewußtlosigkeit, vorkommt. Doch darf man dabei nicht vergessen, daß dieser „Schwindel" durch Erscheinungen gekennzeichnet ist, die wir für gewöhnlich nicht dem typischen Schwindel zuzählen.

Es darf nicht unerwähnt bleiben, daß es bei *Erkrankungen der Parietalregion* sehr häufig zu *Orientierungsstörungen* kommt, die im Zusammenhang vielleicht eine Ursache von Schwindel unter Umständen abgeben könnten[7].

4. Schwindel bei sonstigen Erkrankungen des zentralen Nervensystems.

Bei *multipler Sklerose* ist Schwindel ein überaus häufiges Symptom (Berger, Charcot und Gowers, Colins, B. Fischer, Literatur vgl. H. Brunner 1924 und 1926). Brunner stellt fest, daß es hierbei neben typischem „Drehschwindel" oft nicht nur im Stehen, sondern auch im Sitzen zu dem Gefühle kommt, nach

---

[1] Hitzig macht darauf aufmerksam, daß der Schwindel bei Stirnhirntumoren manchmal von epileptiformen Anfällen begleitet wird.

[2] Feuchtwanger, E.: Die Funktionen des Stirnhirns. Berlin: Julius Springer 1923.

[3] Es ist nicht unwichtig, darauf hinzuweisen, daß die sog. Übererregbarkeit des kontralateralen Labyrinthes bei Stirnhirnerkrankungen nur eine scheinbare zu sein pflegt, wie dies C. Veits genauer auseinandergesetzt hat; s. Anm. 4.

[4] Veits, C.: Arch. Ohrenheilk. **119**, 161 (1928).

[5] Noethe: Dtsch. med. Wschr. **1915**, 1217.

[6] Bei Sinusitiden, besonders der Sinus frontales, handelt es sich, wie ein ganz charakteristischer Fall von C. Veits [Arch. Ohrenheilk. **119**, 161 (1928)] zeigt, auch nicht selten um Einwirkung auf das Stirnhirn (Meningitis serosa?). Diese könnte das Zustandekommen von Schwindel bei solchen Erkrankungen vielleicht erklären. Vgl. dazu auch M. Jacod u. R. Bertoin: Ann. Mal. Oreille **44**, 775 (1925).

[7] Vgl. dazu K. Goldstein: Dies. Handb. **10**, 601 (1927).

der Seite des Krankheitsherdes gezogen zu werden, welche Erscheinung er mit Babinsky und Nageotte als Lateropulsion bezeichnet.

Bei der endemischen *Encephalitis* soll sich nach Stern, Barré und Reys, Bogány gleichfalls Schwindel relativ häufig finden. Brunner läßt es dahingestellt, ob es sich dabei immer um einen echten „Labyrinthschwindel" handelt.

Luetische Erkrankungen des zentralen Nervensystems können unter Umständen, anscheinend je nach der Lokalisation des Erkrankungsherdes, mit Schwindelzuständen verknüpft sein. Die infolge Tiefensensibilitätsstörungen bei Tabes vorhandenen Gleichgewichtsstörungen mit Schwindel identifizieren zu wollen, wäre im allgemeinen verfehlt.

Zirkulationsstörungen im Gehirne können naturgemäß oft sehr stürmischen Schwindel zur Folge haben. Ganz besonders tritt dieser bei Erkrankungen der Arteria cerebellaris post. inf. auf, weil solche meist akut einsetzen[1]. Man kann auch durch länger dauernde beiderseitige Carotidenkompression Schwindel erzeugen.

Gefäßspasmen, die Anämie zur Folge haben, oder *atherosklerotische Veränderungen* der Gefäße können als Schwindelursache in Betracht kommen. Bei Großhirnblutungen kommt nach Brunner Schwindel gewöhnlich nicht vor. Mit angiospastischen Zuständen und vasomotorischen Störungen dürften vielleicht auch die Schwindelanfälle bei *Hemikranie* (Migräne) in Zusammenhang gebracht werden (Rosenfeld, Oppenheim, Flatau, Brunner). Kobrak denkt in solchen Fällen an Spasmen der Arteria auditiva interna. Es ist nicht von der Hand zu weisen, daß es sog. cerebrale Gefäßkrisen sein können, die hier in Betracht kommen. Nach Kobrak[2] gehen gelegentlich „Octavuskrisen" bei Migräne epileptischen Anfällen voraus. Man hat nicht selten von Schwindelzuständen in der Aura von epileptischen Anfällen gesprochen. In der Tat kann als Aura auch echter „Drehschwindel", evtl. verbunden mit cochlearen Symptomen, auftreten[3]. Es können deshalb Anfälle von labyrinthärem Schwindel gelegentlich zu Verwechslung mit abortiven epileptischen Anfällen Veranlassung geben (Brunner). Wenn jedoch Epileptiker von Schwindel sprechen, so werden darunter nicht selten Petit-mal-Anfälle verstanden, die mit einer Trübung des Bewußtseins, Erschwerung der geistigen Tätigkeit, Verdunklung des Gesichtsfeldes usw. auftreten[4].

Sehr ausführliche und sorgfältige Untersuchungen über den „*Schwindel bei Neurosen*" haben Leidler und Loewy[5] angestellt[6]. Sie untersuchten: Neurasthenie, Hysterie, Migräne, traumatische Neurosen, Zwangsneurosen, basedowoide Erkrankungen, Agoraphobie; angeschlossen wurden Krankheitsgruppen, die mit Sicherheit oder Wahrscheinlichkeit ganz oder teilweise in das Gebiet der organischen

---

[1] Kobrak macht darauf aufmerksam, daß Zirkulationsstörungen im Bereiche des Plexus chorioideus, besonders des Plex. chor. later., zu Transsudationen und demzufolge zu sekundärer Liquorstauung (solche evtl. auch infolge von Hämorrhagien) führen können, deren drucksteigernde Wirkungen sich durch den Porus acusticus int, evtl. auch auf dem Wege des Saccus und Ductus endolymphaticus bis in das Innenohr fortsetzen können. Solche Erscheinungen dürften nach Kobrak gelegentlich eine wesentliche Bedeutung für das Entstehen von Schwindel haben.

[2] Kobrak, F.: Klin. Wschr. **7**, 361 (1928).

[3] Vgl. dazu E. Raimann: Epilepsie. Handb. d. Neurol. d. Ohres von Alexander-Marburg **3**, 439 (1926).

[4] Über den „Kehlkopfschwindel", der in gewissen Fällen mit der Epilepsie in Beziehung stehen soll, vgl. K. Amersbach: Handb. d. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. von Denker-Kahler **5**, 814 (1929).

[5] Leidler, R. u. P. Loewy: Mschr. Ohrenheilk. **57**, 21, 103, 192, 278, 347 (1923) — Handb. d. Neurol. d. Ohres von Alexander-Marburg **3**, 355 (1926). — Leidler, R. (1923).

[6] Vgl. auch O. Mauthner: Mschr. Ohrenheilk. **59**, 1311 (1925).

Erkrankungen und der Psychosen fallen. Dazu rechnen sie: „Depressionszustände, Atheromatose, Epilepsie, Lues latens et anteacta, Polycythaemia rubra, Schizophrenie, Folgezustand nach Schädelbasisfraktur.“ Auf die Symptomatologie des Schwindels, wie sie die Autoren eingehend beschrieben haben, wurde von uns schon in einem vorausgegangenen Kapitel eingegangen. Eine der wichtigsten Folgerungen von Leidler und Loewy ist, daß der Schwindel bei den von ihnen studierten neurotischen Erkrankungen sich in keiner Weise von dem typischen vestibulären Schwindel unterscheiden lasse. Die Autoren meinen daher, daß jeder, auch z. B. vom Augenmuskelapparat verursachte Schwindel „durch rückläufige Alteration des (zentralen) Vestibularapparates auf den bekannten, diese beiden Apparate verbindenden anatomischen Wegen zustande kommt“. Leidler und Loewy haben bei ihren Untersuchungen auch jenen psychischen Faktoren Aufmerksamkeit zugewendet, die bei der Entstehung des Schwindels als begünstigendes Moment in Betracht kommen könnten (geistige Überarbeitung u. dgl.).

5. Schwindel bei allgemeinen Zirkulationsstörungen.

Bei Erkrankungen des Herzens und der Gefäße, die zu allgemeinen Zirkulationsstörungen führen, wird häufig über Schwindel geklagt. Die unmittelbare Ursache dürfte wohl in anämischen evtl. auch hyperämischen Zuständen des Zentralnervensystems liegen. Der abnorm hohe Blutdruck bei Atherosklerose, Nephritis oder auch Plethora ist gelegentlich die Ursache für ausgesprochenen „Drehschwindel“ und Nystagmus. Doch treten unter diesen Umständen auch noch andere Erscheinungen auf, wie Schwächegefühl, Schwarzwerden vor den Augen, Unsicherheit beim Gehen u. dgl.

Von vasomotorischen Störungen, Gefäßkrisen, welche die Druck- und Zirkulationsverhältnisse im Schädel und des besonderen im Labyrinth[1] verändern können, wurde oben bereits gesprochen. Kobrak[2] betonte den Zusammenhang solcher vasomotorischer Störungen mit einer Labilität des vegetativen Nervensystems, macht jedoch darauf aufmerksam, daß „aber doch auch unabhängig von primärer Reizbarkeit des Gefäßnervensystems mit dem Vorkommen übernormaler Gefäßreaktionen im Sinne *allergischer* Vorgänge zu rechnen ist“. „Man kann sich vorstellen, daß hereditär-konstitutionelle (latente) Allergie*fähigkeit* besteht, die sich durch allergisierende Einflüsse zur (latenten) Allergie*bereitschaft* erhöht, um dann durch eine neue, die Reizschwelle überschreitende allergisierende Welle zur *manifesten Allergie* sich zu entwickeln und den ersten Anfall zu zeigen, der sich, soweit diese Vorgänge sich im Octavusgebiet abspielen, als Octavuskrise oder bei Nichtbeteiligung des Cochlearis als Vestibulariskrise äußert“. Curschmann[3] scheinen anaphylaktische Einflüsse als Ursache der Octavuskrisen einstweilen nicht recht sicher zu sein. Er hat sie, trotzdem er seit Jahren auf den Einfluß allergischer Faktoren auf vegetativ-nervöse Zustände achtet, gerade bei seinen Menièrefällen niemals entdecken können.

Nach G. Alexander (vgl. Kobrak) lassen sich bei Vasoneurotikern durch mehrere tiefe Atemzüge (*Hyperventilation*) Labyrinthreizzustände mit Schwindel auslösen. Die Genese dieser Zustände (Alkalose?) muß einstweilen dahingestellt bleiben.

Im Anhange sei darauf aufmerksam gemacht, daß man bei Purpura haemorrhagica, Leukämie, perniziöser Anämie Schwindel finden kann. Es sind von einzelnen Autoren unter solchen Umständen Blutungen in das Innenohr und auch leukämische Infiltrate, sowohl des Innenohres als auch des Acusticus-

[1] Vgl. dazu noch H. Brunner: Wien. klin. Wschr. **38**, 1235 (1925).
[2] Kobrak, F.: Klin. Wschr. **7**, 361 (1928).
[3] Curschmann, H.: Klin. Wschr. **7**, 941 (1928).

stammes gefunden worden (vgl. BÁRÁNY 1912). Das Ohrensausen und der Schwindel bei *Anämie* und *Chlorose* sind nach BÁRÁNY nicht den Erkrankungen des Innenohres zuzurechnen.

6. Schwindel bei inkretorischen Störungen.

Bei verschiedenartigen innersekretorischen Störungen findet sich gelegentlich auch Schwindel, so z. B. bei *Diabetes*, bei *Hyper-* und (ganz selten) *Hypothyreoidismus*[1]. FORLEO[2] hat bei *Amenorrhoe* als Ursache des Schwindels Hämorrhagien im Labyrinthe angegeben, SALMON[3] berichtet über Schwindelzustände in der *Menopause* mit vorübergehenden arteriellen Hypertensionen, Kongestionen, Schlafstörungen usf. Er glaubt diese Zustände auf Liquorhypersekretionen zurückführen zu dürfen. KOBRAK hat über das Zustandekommen der Octavusanfälle bei inkretorischen Störungen verschiedene Anschauungen geäußert. So könnte es sich nach seiner Meinung speziell beim Diabetes etwa um Störungen der Wasserregulation mit Wasserretention, mit Transsudation im Bereiche des Nervus octavus, mit Zisternenhydrops, mit Quellung des Sinnesendorgans, um eine Störung des Säurebasengleichgewichtes u. a. handeln.

7. Schwindel bei Infektionskrankheiten.

Daß bei *Grippe*, *Rheumatismus*, *Meningitis* Schwindel durch Affektion des Nervus vestibularis auftreten kann, wurde schon erwähnt. Auch über die Lues wurde schon berichtet. Ergänzend ist nur noch hinzuzufügen, daß auch bei *Parotitis epidemica*[4], *Angina*, *Typhus* und anderen Infektionskrankheiten, bakteriell oder toxisch bedingt, Schwindel auftreten kann.

8. Schwindel bei Magen-Darmerkrankungen und Intoxikationen.

Es ist schon seit langem bekannt, daß bei Magen-Darmerkrankungen Schwindel auftreten kann (BOERHAVE, SAUVAGE, STOLL, TROUSSEAU [Vertigo e stomacho laeso], HITZIG, BOAS u. a.). „Man hat die Ansicht geäußert, daß es sich bei den reflektorischen Schwindelzuständen um einfache Reflexübertragungen, etwa auf den Umwegen über das vasomotorische System handele" (ROSENFELD 1913). In letzterer Zeit hat PODESTÀ[5] auf Beobachtungen ROCCAVILLAS aufmerksam gemacht, welche zeigen, daß man durch Druck oder elektrische Reizung des Magens Nystagmus und Schwindel hervorrufen kann.

Es gibt eine große Reihe von Vergiftungen, welche mit Schwindel und Nystagmus verbunden sind. Z. B. ist Schwindel häufig bei *Fisch-*, *Schwamm-*, *Wurst-* und *Fleischvergiftungen*[6], die nach der Ansicht einiger Autoren gelegentlich eine isolierte Neuritis des Nervus vestibularis hervorrufen können (vgl. BRUNNER 1924). Eine Neuritis des Nervus vestibularis kommt auch bei *Alkoholismus chronicus* und *Alkoholintoxikationen* vor (BÁRÁNY 1913). Zu Schwindel können auch führen Vergiftungen mit: Veronal, Sulfonal, Blausäure, Quecksilber, Äther, Ameisensäuremethyläther, Antipyrin, Atoxyl, Arsen, Salvarsan, Chinin, Chinosol, Colchicin, Jodkalium, Jodoform, Phenylhydroxylamin, Physostigmin, Salicylsäure, Schwefelkohlenstoff, Kohlenoxyd, Chloroform, Codein, Cocain, Nicotin, Ergotin, Anilin[7], Blei (BÁRÁNY 1913, BRUNNER 1924).

---

[1] MOEHLIG, R. C.: Endocrinology **11**, 229 (1927).
[2] FORLEO, B.: Fol. med. (Napoli) **10**, 269 (1924).
[3] SALMON, A.: Riv. otol. ecc. **3**, 43 (1926).
[4] VOSS, O.: Dtsch. med. Wschr. **53**, 2023, 2074 (1927).
[5] PODESTÀ, E.: Z. Laryng. usw. **17**, 206 (1928).
[6] BALDENWECK, L.: Rev. d'Oto-Neuro-Ocul. **4**, 739 (1926).
[7] ALEXANDROV, J.: Russk. Otol. **1926**, 347.

9. Der Höhenschwindel.

Unter „Höhenschwindel" sind nicht jene Schwindelformen zu verstehen, welche beim Aufenthalt in großen Höhen infolge des durch den niedrigen Luftdruck bedingten Sauerstoffmangels entstehen. Der sog. Höhenschwindel hat offensichtlich eine andere Grundlage, da er z. B. schon beim Hinabschauen von einem relativ niedrigen Turm oder dem zweiten, dritten Stockwerk eines Hauses entstehen kann. Selbstverständlich tritt er überaus häufig auf Bergabhängen ein, wenn man einen freien Ausblick in die Tiefe hat.

Huguenin[1] beschreibt die Sensationen, die beim Höhenschwindel vorkommen, folgendermaßen: „1. Sowie der Blick in die Tiefe taucht, entsteht in den Beinen ein sonderbares Gefühl, als sinke der Boden, auf welchem der Mensch doch fest steht, nach unten. Die kinästhetischen Sensationen von seiten der Muskeln, Knochen, Gelenkflächen und der Haut werden plötzlich modifiziert oder hören ganz oder teilweise auf." Die Beine fangen an zu zittern, der Körper gelangt ins Taumeln und Schwanken, und der Mensch kann in den Abgrund stürzen, meist klammert er sich an etwas an. Beim Augenschluß verschwindet die Empfindung als ein Beweis, „daß der Höhenschwindel *vom Opticus aus angeregt wird*".

2. Die Empfindung des weichenden Bodens wird von einer plötzlichen lähmenden Angst begleitet, da Ideen über Fall, Verwundungen, Tod auftauchen.

3. Im Anfang besteht gewöhnlich das Gefühl einer schnell von den Beinen den Rücken hinaufziehenden Gänsehaut.

4. Gewöhnlich entsteht im Kopfe Sausen und Rauschen.

5. „Beinahe alle Schwindelnden sehen plötzlich die Gegenstände in *Bewegung*, aber dieselben drehen sich nicht im Kreise, sondern *ziehen einen Moment lang von unten nach oben*, um dann schief oder umgedreht zu erscheinen, worauf der Patient sofort seine Augen schließt." Ein Mann fiel einmal vom Dache, wobei er sich in der Luft herumdrehte. „Wenn ich vom Dache herabsehe, kommt auf einmal die Straße gegen mich herauf, die Häuser steigen plötzlich gegen mich empor, dann stehen sie auf einmal auf dem Kopfe, es wird mir siedend heiß, ich habe einen plötzlichen Angstanfall." Einen solchen Patienten hat Huguenin niemals erbrechen sehen. (Angeführt nach einem Zitate von St. v. Stein 1910, S. 17.)

Leidler und Loewy sind der Meinung, daß beim Höhenschwindel besondere psychische Erregungen eine Rolle spielen und setzen ihn deshalb im gewissen Sinne in Analogie zu den Schwindelerscheinungen bei der Platzangst. Eine einigermaßen zulängliche Vorstellung für das Zustandekommen des Höhenschwindels zu geben, fällt derzeit noch schwer. Weil aber, wie erwähnt, optische Scheinbewegungen sehr häufig vorkommen, erscheint es nicht ausgeschlossen, daß hierbei u. a. auch unwillkürliche Augenbewegungen eine Rolle spielen. So hat beispielsweise St. v. Stein daran gedacht, daß beim Höhenschwindel jene Erscheinungen besonders gesteigert sind, welche sonst als Punktschwanken charakterisiert werden.

VII. Therapie des Schwindels.

Der *Schwindel* ist keine Krankheit, nur *ein Symptom*. Seine *kausale Therapie* deckt sich daher mit der Bekämpfung der Grundkrankheit, ist je nachdem Sache des Otiaters, Chirurgen, Internisten, Ophthalmologen, Neurologen oder Psychiaters. Sie steht bei der Behandlung des Schwindels natürlich im Vorder-

[1] Huguenin: Korresp.bl. Schweiz. Ärzte **1905**, 441, 477; **1906**, 2, 241. Zitiert nach v. Stein (1910).

grund. Unter gewissen Umständen — wie bei einem akut einsetzenden Anfall oder in anfallsreichen Zeiten – ergibt sich natürlich die Notwendigkeit einer *symptomatischen Therapie.*

Auch hinsichtlich der Therapie wollen wir betonen, daß es in Fällen, wo die Genese des Schwindels unklar ist, nötig ist, außer der otogenen Ursache auch immer all die anderen Entstehungsmöglichkeiten (s. den physiologischen Teil) mit den entsprechenden Konsequenzen für die Therapie in Erwägung zu ziehen.

Die große Mannigfaltigkeit *exogener* Reize (Licht, akustische Reize usw.) sind für einen Schwindelkranken tunlichst auszuschalten.

Die Therapie der *endogenen* Ursachen des Schwindels ergibt sich in den meisten Fällen von selbst. Es ist klar, daß man z. B. mit dem chirurgischen Angehen eines Hirntumors auch den Schwindel bekämpft u. dgl.

Es seien darum in aller Kürze nur einige wenige spezielle therapeutische Maßnahmen erwähnt, im übrigen sei auf die angegebene Literatur verwiesen!

Auf die PORTMANNsche Methode[1] zur Dekompression der Labyrinthe wurde schon hingewiesen, desgleichen auf die therapeutischen Effekte in gewissen Fällen durch Lumbalpunktion, Suboccipitalstich, Palliativtrepanation u. dgl.[2].

Auch beim Schwindel in der *Menopause*, der wie oben erwähnt auf Liquorhypersekretion zurückgeführt wird (SALMON), soll Lumbalpunktion (nur in schweren Fällen zu verwenden!) von gutem Erfolge sein[3]. In leichteren Fällen hat SALMON durch Ovariumhormone, Laxantien, Kälteapplikation auf den Kopf gute Erfolge erzielen können.

Geht Schwindel mit arteriellem Hochdruck einher (Atherosklerose, Nephritis usw.), so sollen Aderlässe auch den Schwindel günstig beeinflussen. Im Gegensatz zu anderen Autoren hat LAKE festgestellt, daß der Schwindel am häufigsten mit Blutdrucksenkung einhergeht. Er empfiehlt daher gegen den mit Blutdrucksenkung einhergehenden Schwindel blutdrucksteigernde Mittel, in erster Linie Secalepräparate[4]. VOGEL[5] empfiehlt bei sog. Otolithenschwindel Adrenalin.

KOBRAK, der übrigens bei jeder Schwindeltherapie die Notwendigkeit des Eingehens auf die Individualität des Patienten betont, empfiehlt zur Therapie der Octavuskrisen auf Basis vasomotorischer Störungen protrahierte Darreichung kleinster Pilocarpinmengen, womit ein „Training des vegetativen Nervensystems" erzielt werden soll. Ausgehend von der Arbeitshypothese, daß gewissen Octavuskrisen allergische Reaktionszustände zugrunde liegen (s. oben), glaubt KOBRAK[6], daß man durch Desensibilisierung mit Peptoninjektionen Gutes leisten könnte.

Die Therapie des Schwindels bei Infektionskrankheiten fällt mit der Bekämpfung der bakteriellen bzw. toxischen Ursache zusammen. Es sei nur noch erwähnt, daß VOSS[7] gegen den Schwindel bei Parotitis epidemica Arsensalzinjektionen angibt.

Bei schweren akuten Menièreanfällen sind Narkotica und Sedativa indiziert (Pantopon, Luminal, Veronal u. a. m.). CURSCHMANN[8] hat in neuerer Zeit wiederum die alte MENIÈRE-CHARCOTsche Chininbehandlung empfohlen, die sich sehr gut bewährt und die man seines Erachtens in keinem Falle unversucht lassen sollte.

---

[1] PORTMANN, G.: Presse méd. **34**, 1635 (1926). — Vgl. auch A. HAUTANT: J. de Neur. **25**, 195 (1926).
[2] Vgl. auch H. ABOULKER: Presse méd. **35**, 1412 (1927).
[3] SALMON, A.: Riv. otol. ecc. **3**, 43 (1926).
[4] LAKE, F.: Lancet **208**, 1117 (1925).
[5] VOGEL, K.: Z. Ohrenheilk. **18** II, 366 (1928).
[6] KOBRAK, F.: Klin. Wschr. **7**, 361 (1928).
[7] VOSS, O.: Dtsch. med. Wschr. **53**, 2023, 2074 (1927).
[8] CURSCHMANN, H.: Klin. Wschr. **7**, 941 (1928).

Seit langem wird ebenso wie bei der Seekrankheit auch Atropin gegeben. Das gegen Nausea vorzügliche Mittel „Vasano" wird ebenso bei gewöhnlichem Schwindel mit gutem Erfolge verwendet[1].

Auch physikalische Therapie und Psychotherapie wurden bei Schwindel betrieben.

Da der Schwindel keine Krankheit sui generis ist, läßt sich allgemein über die **Prognose** *des Schwindels* nichts sagen; sie richtet sich im speziellen nach jener des Grundleidens.

---

[1] Vgl. z. B. M. H. Fischer u. E. Starkenstein: Med. Klin. **23**, Nr 50 (1927).

Die Seekrankheit.

Von

M. H. Fischer

Prag-Tetschen.

Mit 3 Abbildungen.

Zusammenfassende Darstellungen.

Abels, H.: Die Seekrankheit. Handb. d. Neurol. d. Ohres von Alexander-Marburg **3**, 601. Berlin-Wien: Urban & Schwarzenberg 1926. — Bárány, R.: Physiologie und Pathologie des Bogengangsapparates. Leipzig-Wien: Deuticke 1907. — Die Seekrankheit. Handb. d. Neurol. von Lewandowsky **3** II, 864. Berlin: Julius Springer 1912. — Bárány, R. u. K. Wittmaack: Funktionelle Prüfung des Vestibularapparates. Verh. dtsch. otol. Ges. **1911**, 37—184. — Bauer, L. H.: Aviation medicine. Baltimore: William & Wilkins Comp. 1926. — Byrne: Physiology of the semicircular canals and their relation to seasicknes. New York: Dougerthy 1912. — Ferry, G.: L'aptitude à l'aviation. Paris 1918. — Fischer, M. H.: Die Regulationsfunktion des menschlichen Labyrinthes und die Zusammenhänge mit verwandten Funktionen. Erg. Physiol. **27**, 209 (1928), auch separat München: J. F. Bergmann 1928. — Grahe, K.: Die Funktion des Bogengangsapparates und der Statolithen beim Menschen. Dies. Handb. **11** I, 909. — Kremer, J. H.: De Zeeziekte, een klinische-physiologische Studie. Proefschrift, Amsterdam 1921. — Lorente de Nò, R.: Untersuchungen über die Anatomie und Physiologie des Nervus octavus und des Ohrlabyrinths. I. u. II. Teil: Trav. Labor. Biol. Madrid **23**, 259 (1925); **24**, 53 (1926); III. Teil: Mschr. Ohrenheilk. **61**, 857, 1066, 1152, 1300 (1927); IV. Teil: Trav. Labor. Biol. Madrid **25**, 157 (1927/28). — Mach, E.: Grundlinien der Lehre von den Bewegungsempfindungen. Leipzig: Engelmann 1875. — Magnus, R.: Körperstellung. Berlin: Julius Springer 1924. — Pincussen: Seekrankheit. Spez. Pathol. u. Therap. von Kraus-Brugsch **9** (1921). — Quix, F. H.: Le mal de mer et le mal des aviateurs. Monogr. oto-rhino-laryng. internat. Nr 8, 829. Paris: A. Legrand 1922. — Riese, E.: Die Seekrankheit. Inaug.-Dissert. Berlin 1888. — Rosenbach, O.: Die Seekrankheit. Spez. Pathol. u. Therap. von Nothnagel **12** II (1899). — Schepelmann: Die Seekrankheit. Berlin-Leipzig: Rotschild 1912 — Wien. klin.-therap. Wschr. **1911**, Nr 40—52. — Spiegel, E. A.: Experimentelle Analyse der vegetativen Reflexwirkungen des Labyrinthes. Handb. d. Neurol. d. Ohres von Alexander-Marburg **3**, 631. Berlin-Wien: Urban & Schwarzenberg 1926. — v. Stein, St.: Schwindel. Leipzig: O. Leiner 1910. — van Trotsenburg: Die Seekrankheit und ihre Verhütung. Slg. klin. Vortr. von Volkmann **509**. Inn. Med. 153 (1908). — van Wulfften-Palthe, P. M.: Zintuigelijke en psychische functies tijdens het vliegen. Proefschrift, Leiden 1921 — Nervenfunktion und nervöse Störungen beim Fluge des Menschen mit besonderer Berücksichtigung des Nervus octavus. Handb. d. Neurol. d. Ohres von Alexander-Marburg **3**, 685. Berlin-Wien: Urban & Schwarzenberg 1926.

I. Vorbemerkungen.

Die Seekrankheit ist so alt wie die Schiffahrt. Wie zutreffend sind Fonssagrives[1] Worte: „*Du jour où un matelot novice a mis le pied sur un navire, le mal de mer a pris naissance.*“ Es ist darum kein Wunder, daß ungezählte Male über die *Nausea* geschrieben worden ist. Die merkwürdigsten Theorien sind entwickelt

[1] Fonssagrives, J. B.: Traité d'hygiène navale. Paris 1856.

worden, um diesem scheußlichen Übel auf den Grund zu kommen. Ebenso ist die Zahl der empfohlenen therapeutischen Maßnahmen und Pharmaca kaum mehr übersehbar. Es bedurfte erst der Entwicklung unserer Kenntnisse über das Labyrinth, um die wichtigen Zusammenhänge der Seekrankheit mit den Vestibularapparaten zu erfassen, deren Hauptzüge wohl heute kaum jemand mehr bezweifeln wird. Damit kann und darf aber nicht gesagt sein, daß bei der Seekrankheit nicht etwa noch andere Faktoren im Spiele sein könnten.

Die *Nausea* tritt, wie etwa der Name vortäuschen könnte, keineswegs allein bei der Seeschiffahrt auf. Die Eigenart einzelner moderner Verkehrsmittel (Eisenbahn, Flugzeug usw.) führt unter gewissen Umständen bei empfindlichen Personen zu ganz ähnlichen Erscheinungen. Es gibt heute auch Mittel, Nausea experimentell zu Versuchszwecken auszulösen. Gerade dadurch konnten unsere Anschauungen in gewisse Bahnen gelenkt werden, die so manche abenteuerliche Vermutungen von vornherein ausschalten ließen.

II. Symptomenkomplex der Nausea.

Nicht allzulange nach Auftreten der Schaukelbewegungen des Schiffes bei bewegter See können sich schon die ersten Anzeichen der Nausea bemerkbar machen. Dabei spielt vor allem die *individuelle Disposition* die Hauptrolle. Das Freibleiben von Seekrankheit auch bei den schwersten Stürmen ist kein Zeichen besonderer Energie und besonderen Willens, kein Bravourstück, sondern lediglich eine Frage der Veranlagung und der Gewöhnung. Dabei ist nicht zu leugnen, daß Furcht und große Ängstlichkeit besonders bei neuropathischen Personen das Auftreten der Nausea beschleunigen können; andererseits kann wohl auch die Seekrankheit bei willensstarken Individuen hinausgeschoben, nicht aber aufgehoben werden. Diese sichere Erkenntnis erledigt von vornherein jeden Versuch einer erfolgversprechenden Psychotherapie, die von älteren Autoren so oft vorgeschlagen worden ist.

Umsichtigen Beobachtern bietet sich bei Unruhigwerden der See immer wieder dasselbe Bild. Die Fröhlichkeit und Zufriedenheit der meisten Passagiere schwindet, Verdeck und Speisesäle leeren sich allmählich aber sicher. Mit Ausnahme weniger seefester Personen und der gewöhnlich seefesten Schiffsmannschaft sind nur noch einzelne ängstliche, wachsbleiche Gesichter zu sehen. Die *Hautanämie*[1], die sich oft mit Ausbruch *kalten Schweißes* paart, ist eines der häufigsten Prodromalsymptome. Die Patienten werden von einem starken *Unwohlsein* befallen und suchen, ängstlich hin und her torkelnd, sich von Stütze zu Stütze fortgreifend, einen Ruheplatz, sofern sie sich nicht schon längst in ihre Kabine zurückgezogen haben. Schon während der Prodromalsymptome macht sich ein äußerst heftiger „*Schwindel*" bemerkbar, der sich allmählich mehr und mehr steigern kann.

Dann folgen zumeist bereits heftige Unannehmlichkeiten von seiten des Verdauungstraktes. Es steigert sich die *Übelkeit*, *Speichelfluß* kann hinzutreten, *Rülpsen*, *Singultus* kann auftreten, bis es schließlich bis zum heftigsten *Erbrechen* kommt. Je nach Veranlagung kann die Nausea damit ihren Höhepunkt erreicht haben, das Erbrechen kann nachlassen, aber auch stunden-, ja tagelang andauern. Es ist klar, daß dabei zumeist vollständige *Anorexie* herrscht. Das Erbrechen ist ganz unabhängig vom Füllungszustande des Magens.

Daß derartiges langdauerndes, forciertes Erbrechen vollständige *Erschöpfungszustände* herbeiführen kann, ist selbstverständlich, zumal gleichzeitig auch

[1] Kramer (Prag. med. Wschr. **1892**, Nr 40/41) hat bei Seekranken eine Anämie der Gefäße des Augenfundus nachweisen können.

starke *Durchfälle* vorhanden sein können. Jedoch kommt auch nicht selten hartnäckige Verstopfung vor. Die Patienten sehen ganz verfallen aus, eine *bleierne Trägheit* und *Müdigkeit* beschleicht ihre Glieder. *Jede Bewegungslust verschwindet.*

Das Denkvermögen wie alle *geistigen Fähigkeiten* sind von allem Anfange stark *herabgesetzt.* Sind zunächst häufig *Angstzustände* der verschiedensten Art vorhanden, so überkommt bei längerer Dauer der Nausea schließlich die Patienten eine vollkommene *Apathie, Willenlosigkeit, Interesselosigkeit.* Somatisch läßt sich in diesem Stadium oft *Pulsverlangsamung* konstatieren, jedoch kann auch ein hochfrequenter, fliegender Puls vorkommen. Der *Blutdruck* ist in der Regel *erniedrigt,* erfährt aber häufig während des Brechaktes nicht unbeträchtliche Steigerungen. Die *Atmung* ist in der Regel *oberflächlich* und *beschleunigt.* Speziell bei Frauen kann auch unwillkürlicher Harnfluß eintreten. Auch Temperaturerniedrigungen sind beschrieben worden.

In dieser Weise kann die Nausea — anscheinend recht bedrohlich — mehrere Tage andauern; in der Regel flauen die Symptome nach 3—5 Tagen ab, wie allgemeine Erfahrungen lehren. Es tritt sog. „*Gewöhnung*" ein, von der noch zu sprechen sein wird. Doch sind solche Leute gegen *Rezidive* keineswegs gefeit; selbst seefeste, langgereiste Seeleute können bei schweren Stürmen wieder seekrank werden. Merkwürdigerweise — so möchte es scheinen — kommt das Wiederaufflackern der Nausea gerne beim Wechseln des Schiffstypus vor. Es gibt aber auch Individuen, die andauernd seekrank bleiben, die sich nie gewöhnen. Als prominentes Beispiel werden immer die Admirale Nelson und Tegetthoff angeführt.

Die *Prognose* der Nausea ist, wie bedrohlich sie auch aussehen mag, durchaus *günstig,* wenn nicht besondere Zwischenfälle — z. B. Abortus bei Schwangeren u. dgl. — eintreten. Mit Beruhigung der See, Anlegen des Schiffes, Betreten des Festlandes verschwindet sie fast momentan.

Die Nausea kann mehr oder weniger längerdauernde *Nachwirkungen* verursachen. Zittern und Muskelschwäche können zurückbleiben, Symptome, die wohl vornehmlich die Folge protrahierter Inanition sein dürften. Viele Passagiere berichten von eigenartigen Schwankungsgefühlen, die ihnen eine Zeitlang bleiben, die sie häufig automatisch zu einem rhythmischen Hin- und Hertreten, gewissermaßen zu Balancebewegungen mit den Beinen, veranlassen. Doch all dies verliert sich gewöhnlich im Laufe einiger Stunden.

Sofern bei Eisenbahnfahrten und im Flugzeug Nausea auftritt, decken sich die Symptome mit den oben beschriebenen, nur sind sie in der Regel sehr viel leichter.

Die Seekrankheit ist keine typische Menschenkrankheit; auch Tiere unterliegen ihr, wie Pferde, Affen, Hunde usf. Besonders schwer haben Pferde unter der Nausea zu leiden.

Im Vordergrunde der Symptome der Seekrankheit stehen also *vegetative Erscheinungen*: Beeinflussungen der Herztätigkeit, der Gefäße, des Blutdruckes, der Schweißsekretion, der Atmung, der Magen-Darmtätigkeit, der Sekretion im Verdauungstrakte usw.

Inwieweit der gleichzeitig vorhandene *Schwindelkomplex* mit diesen vegetativen Störungen in Zusammenhang steht, kann erst nach Erörterungen der experimentellen Nausea einigermaßen beurteilt werden.

Man dürfte wohl nicht fehlgehen, wenn man die angeführten *psychischen Störungen* vornehmlich als die Folgeerscheinungen der beiden erstgenannten Gruppen ansieht.

Da die *Seekrankheit* zweifellos die unmittelbare *Folge der Schiffsschwankungen* bei bewegter See ist, erweist sich eine übersichtliche Besprechung der Schiffsbewegungen als nötig. Durch eine Analyse derselben erfahren wir erst die Be-

schleunigungen[1], denen die Passagiere zwangsweise unterworfen werden. Erst auf Grund dieser Kenntnisse ist es möglich, der Frage nach den Rezeptionsstellen näherzutreten, die wahrscheinlich für die Auslösung der Nausea in Betracht kommen.

III. Formen der Schiffsbewegungen.

Die zwangsläufigen Bewegungen eines Fahrzeuges hängen, wenn wir von der Fortbewegung durch die eigene Antriebskraft absehen, hauptsächlich von der Wellenbewegung ab; ein gewisser direkter Einfluß des Windes auf den Schiffskörper ist dabei nicht zu leugnen. Die Wellen sind ein Produkt des Windes, über die Beziehungen der beiden zueinander berichtet folgende Tabelle:

Beobachtete Wellen bei verschiedenen Zuständen des Meeres[2].

Zustand des Meeres	Wind			Wellen				Verhältnis im Mittel	
	Stärke im Mittel	Druck im Mittel	Geschwindigkeit im Mittel	Periode im Mittel	Länge von Wellenkamm bis Wellenkamm im Mittel	Höhe von Wellental bis Wellenkamm im Mittel	Geschwindigkeit		
		kg/m²	C m/sek.	T sek.	L m	n m	V m/sek.	$\frac{n}{L}$	$\frac{C}{V}$
Ruhige See . . .	4,0	4,0	5,7	5,7	62	1,60	10,8	0,0258	0,51
Bewegte See . . .	4,0	4,2	5,9	6,5	78	2,40	11,9	0,0308	0,50
Sehr bewegte See	5,0	10,4	9,2	8,7	120	4,10	13,8	0,0342	0,67
Grobe, unruhige See	6,0	22,0	13,4	6,2	77	3,55	12,5	0,0461	1,07
Hohe See	7,5	47,0	20,0	7,6	106	5,05	16,7	0,0476	1,43
Sehr hohe See . .	9,0	97,0	28,5	8,6	148	7,75	17,2	0,0524	1,66

Das Meer beruhigt sich allerdings wegen der größeren Trägheit der Wassermassen viel langsamer als sich der Wind legt.

Man kann sich nun die durch die Wellenbewegungen hervorgerufenen Schiffsschwankungen in drei Komponenten zerlegt denken und bezeichnet diese

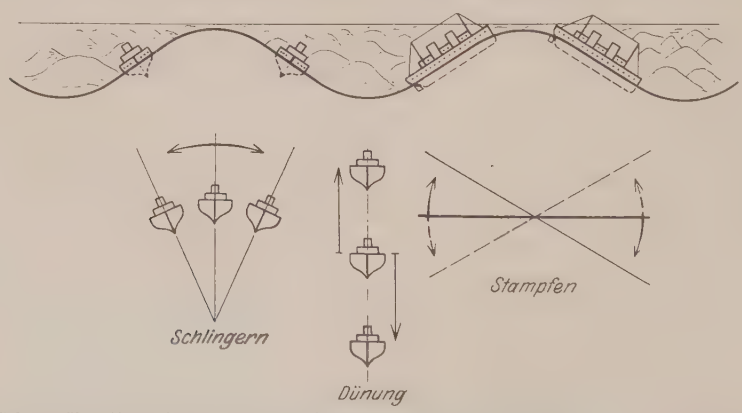


Abb. 190. Schema über die Schiffsbewegungen bei hoher See (unter Zugrundelegung einer Skizze von F. H. Quix).

als *Rollen*, *Stampfen* und *Dünung*. Von diesen ist die Dünung der einfachste Vorgang, von den Franzosen „la houle", die hohle See, genannt. Die *Dünung* hebt das Schiff und läßt es wieder herunterfallen (vgl. Abb. 190), es handelt sich

[1] Unter allen Umständen können *nur Beschleunigungen* das wirksame Moment sein, wo immer man auch die Rezeptionsorgane suchen mag (vom Auge abgesehen!).

[2] Aus Johows Hilfsbuch für den Schiffbau **1910**, 437 (abgedruckt nach F. H. Quix 1922).

also dabei um einfache *Vertikalbeschleunigungen*. Das Stampfen bedeutet eine Drehbewegung um die Querachse des Schiffes, das Rollen eine Drehbewegung um die Längsachse, wobei aber die eigentliche Drehachse nach Quix nicht innerhalb des Schiffes zu liegen braucht (vgl. Abb. 190). Die Oszillationen beim Rollen und Stampfen des Schiffes haben das Gemeinsame, daß sie um (schematisch) wagrechte Achsen erfolgen, was die Sache wesentlich kompliziert.

Lorente de Nò[1] hat in ausgezeichneter Weise analysiert, welche Beschleunigungen bei gleichförmigen Rotationen um wagrechte Achsen in Betracht kommen. Die *Zentrifugalbeschleunigung* bleibt bei gleichförmiger Drehung ihrer Größe nach konstant, ändert aber ständig ihre Richtung zur Schwerkraft (vgl. Abb. 191). Außerdem sind aber noch zwei *Progressivbeschleunigungen* in Rücksicht zu ziehen, eine horizontale und eine vertikale (Abb. 191), welche die Komponenten der konstanten Peripheriegeschwindigkeit bilden, die immer tangential an dem während der Drehung beschriebenen Kreise angreift. Selbstredend wechselt das Verhältnis dieser horizontalen und vertikalen Komponente ständig, je nachdem, welcher Ort des bei der Drehung beschriebenen Kreises eben durchlaufen wird (vgl. Abb. 191).

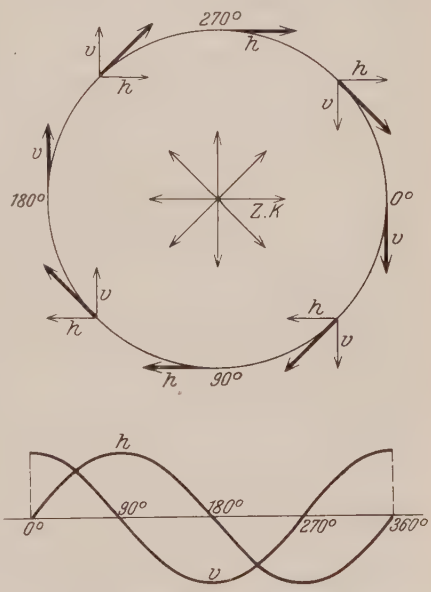


Abb. 191. Ständiger Wechsel der Richtung und absoluten Größe der horizontalen (*h*) und vertikalen (*v*) Komponenten der Peripherie- (Progressiv-) Geschwindigkeit bei gleichförmiger Rotation um eine horizontale Achse. Diese Beschleunigungen, sowie jene, welche aus der Schwerkraft und der ständig ihre Richtung ändernden Zentrifugalkraft entspringen, bilden *andauernde Reize* für die Labyrinthe. (Nach R. Lorente de Nò).

Setzt man nun voraus, was praktisch nie der Fall sein kann, ein Schiff würde allein eine kontinuierliche, gleichförmige Rollbewegung durchführen, so würde selbst dann schon jeder Passagier ständig den genannten Zentrifugal- und Progressivbeschleunigungen unterliegen. Die ständige Änderung der Richtung und Größe der Resultante aus der Schwerkraft und den anderen vorhandenen Kräften müßte einen *dauernden Reiz* für die Rezeptionsorgane des Passagiers bilden.

Käme zu der gleichförmigen Rollbewegung nun noch eine gleichförmige Stampfbewegung hinzu, würde also das Schiff *Schlingerbewegungen* ausführen, dann wäre die Sache noch komplizierter. Selbstverständlich würde sich die Resultante aus der Schwerkraft und allen anderen vorhandenen Kräften in diesem Falle erst recht ständig ändern müssen.

Es ist klar, daß die absoluten Größen der Kräfte ceteris paribus verschieden sind, je nachdem, an welchem Orte des Schiffes, also in welchem Abstande von der jeweiligen Drehachse des Schiffes der Passagier sich befindet.

Nun sind und können auch nie Rollen und Stampfen des Schiffes gleichförmige Bewegungen sein. Das heißt, die Schiffsreisenden unterliegen auch *Winkelbeschleunigungen*. Quix (1922) hat nun auf Grund gewisser Voraussetzungen versucht, die maximalen Größen der Winkelbeschleunigungen zu errechnen, die bei schwerstem Seegang in Betracht kommen. Er findet für das Rollen

[1] Lorente de Nò, R.: Untersuchungen über die Anatomie und Physiologie des Nervus octavus und des Ohrlabyrinthes. IV. Teil: Trav. Labor. Biol. Madrid **25**, 157—249 (1927/28).

Maximalwerte von 3° pro Sekunde, für das Stampfen von 2,8° pro Sekunde, wobei eine gewisse Abhängigkeit von der Größe des Schiffes und der Fahrtgeschwindigkeit besteht.

Alle vorausgehenden Betrachtungen, ebenso die Berechnungen von Quix können natürlich nur dann volle Geltung haben, wenn man sich den Schiffsreisenden mit dem Schiffskörper starr verbunden denkt, so daß er zwangsläufig *nur* die Bewegungen des Schiffes mitmacht. Das ist aber wohl praktisch nur in Ausnahmefällen so. Der gewiegte Seefahrer macht, wenigstens gegen die Oszillationen, meist ausgezeichnete kompensierende Balancebewegungen; dem Neuling gelingt das für gewöhnlich nicht, er wackelt hin und her, wird geschleudert, schlingert mit dem Kopfe u. dgl. Das führt natürlich wieder zu Beschleunigungen, vor allem Winkelbeschleunigungen besonders des Kopfes, die mit den Schiffsbewegungen direkt nichts zu tun haben. Da bekannt ist, wie erheblich durch solche Umstände die Seekrankheit verschlimmert werden kann, scheint es, daß diesem Faktor eine besondere Bedeutung beizumessen ist.

IV. Experimentelle Nausea.

Da die Seekrankheit durch die Beschleunigungen des Schiffes bei bewegter See ausgelöst wird, hat man natürlich versucht, die *Zusammenhänge mit dem Labyrinth* klarzustellen, mit jenem Organe, das man als das geeignetste Rezeptionsorgan für Beschleunigungen erkannt hat.

Auf diese Zusammenhänge wurde man aufmerksam infolge der Ähnlichkeit der Nausea mit dem Menièreschen Symptomenkomplex, dessen Abhängigkeit von Erkrankungen des Innenohres bzw. der zentralen Verbindungen desselben sichergestellt ist. Eine sehr wesentliche Stütze für die Verknüpfung zwischen Funktionsfähigkeit des Vestibularapparates und Disposition zur Seekrankheit brachten die Beobachtungen der Amerikaner James[1], daß der größte Teil der Taubstummen von diesem Übel vollkommen verschont bleibt[2]. Kreidl berichtete weiter auf der Naturforscherversammlung in Kassel, daß sonst empfindliche Tiere nach Durchschneidung der N. octavi oder doppelseitiger Labyrinthexstirpation durch Schaukelbewegungen nicht mehr seekrank gemacht werden können.

Die moderne Vestibularisuntersuchung zeitigte dann auch mannigfache Symptome, die zweifellos dem Nauseakomplexe angehören. Es soll nun gezeigt werden, inwieweit es möglich ist, mit unseren experimentellen Methoden derartige Symptome auszulösen und inwieweit dieselben mit der typischen Nausea übereinstimmen. Dieser Weg scheint uns auch den eigentlichen Ursachen der Nausea näherzubringen.

Es muß noch bemerkt werden, daß Vestibularisreizung nicht das einzige Mittel ist, seekrankheitähnliche Symptome zu erzeugen. Dazu sind z. B. auch gewisse optische Reize fähig. Auch Beeinflussungen anderer Organe, wie sie häufig vermutet worden sind, werden sich nicht ausnahmslos als unwirksam ausschließen lassen.

1. Nausea-Symptome bei experimenteller Vestibularisreizung.

Bárány unternahm die grundlegenden Untersuchungen am Drehstuhle, um durch *Rotationen* nauseaähnliche Symptome zu erzeugen. Die heute vorliegenden tausendfachen Erfahrungen lehren, daß empfindliche Personen durch

[1] James, W.: Amer. J. Otol. **4**, 239 (1882). — James minor, L.: Med. J. New York **2**, 522 (1896) — Memph. J. med. Sci. (1889).

[2] Daß nicht alle Taubstummen von der Seekrankheit verschont bleiben, erscheint verständlich, seit man gefunden hat, daß bei solchen oft noch, wahrscheinlich funktionsfähige, Labyrinthreste vorhanden sind.

Rotationen unter Umständen in einen sehr üblen Zustand gebracht werden können. Ein heftiger Schwindel macht sich bemerkbar, Blässe der Haut, kalter Schweiß, Hitzegefühl können auftreten, Puls und Atemfrequenz können sich ändern, Übelkeiten mit Speichelfluß, Singultus, Rülpsen bis zum Erbrechen können in Erscheinung treten[1]. Manche Personen vertragen schon wenige, relativ langsame Rotationen sehr schlecht. Besonders ungünstig wirken Rotationen mit vor-, rück- oder seitlich geneigtem Kopfe. GÜTTICH[2] hat festgestellt, daß Personen, die bei genau zentrischer Einstellung des Kopfes 10 Umdrehungen anstandslos vertrugen, schon nach 3—4 Rotationen nauseakrank wurden, wenn sie mit exzentrischer Kopflage gedreht wurden. Diese Erfahrungen hat man sich (z. B. BRUNS[3]) zunutze gemacht, um den Einfluß von Arzneimitteln auf die Nausea zu untersuchen.

M. H. FISCHER und E. WODAK[4] konnten zeigen, daß man durch geeignete *Kopffixation* (am besten mit einem von den Zähnen gehaltenen Beißbrettchen, das an einem Gestänge des Drehstuhles montiert ist), das Auftreten der *Nausea* während bzw. nach — selbst sehr raschen — Drehungen auch bei empfindlichen Versuchspersonen *vermeiden oder* die Erscheinungen zu mindestens *erheblich vermindern* kann. Die Augen sind bei Drehungen im Hellen geschlossen zu halten. Dieses zunächst anscheinend merkwürdige Verhalten ist recht leicht zu verstehen.

Bei der üblichen grobklinischen Drehuntersuchung (Drehstuhl mit Handantrieb) wird in der Regel bei Drehbeginn eine relativ große Anfangsbeschleunigung gesetzt, dann ungefähr (!) gleichförmig weiterrotiert und durch das Anhalten eine Endverzögerung erzeugt. Sitzt nun die Versuchsperson möglichst zentriert (die lotrechte Drehachse trifft die Verbindungslinie der beiden Labyrinthe — das dürfte in der Regel annähernd zutreffen) mit fixiertem Kopfe, dann wird sie vor allem von den beiden Winkelbeschleunigungen getroffen. Die Zentrifugalbeschleunigung und die Progressivbeschleunigung sind wegen der geringen Achsendistanz der einzelnen zu berücksichtigenden Körperteile nur sehr gering; stärker exzentrische Rotationen, bei welchen diese beiden Beschleunigungen nicht vernachlässigt werden können, sind ohne besondere Einrichtungen mit den üblichen Drehstühlen nur schwer durchführbar. Ist nun beispielsweise der fixierte Kopf 20—30° vorgeneigt, dann wird von den beiden Winkelbeschleunigungen am Anfang und am Ende der Rotation im horizontalen Bogengangspaar, das rektangulär zur Drehachse steht, je ein Strömungsvorgang gesetzt (MACH-BREUERsche Theorie). Nimmt der fixierte Kopf eine andere Lage ein, dann erfolgen die Strömungen in den einzelnen Bogengangspaaren nach dem MACHschen Cosinussatze. Immer sind es aber unter angegebenen Verhältnissen nur zwei Reize, die praktisch in Betracht kommen und zu Erregungen führen, die Anfangsbeschleunigung und die Endverzögerung. Diese beiden allein scheinen nun nicht imstande zu sein, eine stärkere Nausea auszulösen.

Anders liegen schon die Verhältnisse, wenn der *Kopf während der Drehung frei gehalten* werden muß. Es kann dabei, wenn die Drehung auch nur einigermaßen rascher erfolgt, besonders bei exzentrischer Kopflage, keine Rede davon sein, daß die Kopflage zur Drehachse unverändert bleibt. Beharrungsmomente,

---

[1] Es ist hier nicht uninteressant, darauf hinzuweisen, daß W. W. PAYNE und E. P. POULTON [J. of Physiol. **65**, 157 (1928)] in Selbstversuchen fanden, daß durch Dehnung der oberen Oesophaguspartien mit einem aufgeblähten Gummisäckchen ein Nauseagefühl entsteht, welches man in den Pharynx lokalisiert.

[2] GÜTTICH: Passow-Schaefers Beitr. **7**, 1 (1914).

[3] BRUNS, O.: Med. Klin. **1914**, Nr 10 — Münch. med. Wschr. **1926**, Nr 24.

[4] FISCHER, M. H. u. E. WODAK: Münch. med. Wschr. **1922**, Nr 11.

Zentrifugalkraft usw. bedingen ein nicht zu verhinderndes *Kopfschlingern*[1] während der Rotation. Dieses ist dann besonders ausgesprochen, wenn der Kopf in einer unbequemen Lage (Seitenlage, vor- oder rückwärts gebeugt) etwas exzentrisch gehalten werden soll[2].

Wie wesentlich diese unwillkürlichen *Kopfschlingerbewegungen* die Verhältnisse ändern, ergibt sich leicht aus einfachen Überlegungen, für die auch sichere experimentelle Belege gebracht werden können. Die Folgen dieser Schlingerbewegung des Kopfes lassen sich am besten dann übersehen, wenn sie willkürlich verstärkt werden, eine Methode, die M. H. Fischer[3] zur experimentellen Prüfung der Nausea vorgeschlagen hat.

Es sei eine beliebig lange, gleichförmige Rotation mit etwa einer Winkelgeschwindigkeit von 180° vorausgesetzt; der Kopf sei zunächst möglichst zentriert gehalten und 20—30° vorgebeugt, die Augen seien verbunden. Die durch die Anfangsbeschleunigung in den Horizontalkanälen ausgelöste Endolymphbewegung erlischt bald; wenn von der geringfügigen Zentrifugal- und Progressivbeschleunigung (vgl. oben) abgesehen wird, unterliegen die Labyrinthe keinen Beschleunigungen mehr, mit anderen Worten, sie befinden sich physikalisch in Ruhe. Die durch die am Anfange gesetzte Endolymphbewegung erzeugten *physiologischen Erregungsvorgänge dauern aber* wesentlich *länger*, sie *pendeln rhythmisch aus*. Das ist an anderer Stelle (M. H. Fischer[4]) genauer ausgeführt worden. Wird nun jetzt der Kopf z. B. um 90° vorgebeugt, dann werden die Horizontalkanäle lotrecht gestellt, der Winkelgeschwindigkeit nach dem folgerichtigen Cosinussatze von Mach entzogen; es kommt in ihnen zu einer neuen, der anfänglichen gegensätzlichen Endolymphströmung. Dies kommt für die horizontalen Bogengänge einer Drehverzögerung bis auf Null gleich. Mit der Kopfvorbeugung werden aber gleichzeitig die vertikalen Bogengänge aus ihrer Rektangulärstellung zur Drehachse herausgeführt, sie müssen jetzt nach dem Cosinussatze mit Endolymphströmungen antworten; für die vertikalen Bogengänge bedeutet also diese Lageänderung des Kopfes dasselbe wie eine Drehbeschleunigung. Es ist klar, daß diese neuen Endolymphströmungen zu Erregungsvorgängen führen müssen.

Aus dem Gesagten geht anscheinend mit genügender Klarheit hervor, daß man *durch ständige Kopfbewegungen*, am besten wohl Schlingerbewegungen des Kopfes von genügender Geschwindigkeit und möglichst großem Ausmaße[5], *auch bei gleichförmigen Rotationen*, sozusagen infolge ständiger Aus- und Einschaltungen der Bogengänge, *andauernd Endolymphbewegungen* und damit Erregungen erhalten kann. Bei den ausgeführten Schlingerbewegungen wird der Kopf nun mehr oder weniger aus seiner zentrischen Stellung herausgeführt. Dadurch wird er naturgemäß wechselnden Zentrifugal- und Progressivbeschleunigungen unterworfen. Man erzeugt also mit dieser Methode Reizvorgänge, deren Ähnlichkeit (nicht Analogie!) mit jenen, die durch die Schiffsbewegungen bei hoher See geschaffen werden, unverkennbar ist.

In der Tat tritt nun *unter genannten Bedingungen*, selbstredend je nach individueller Disposition, eine unter Umständen *sehr heftige Nausea* auf, selbst mit starkem Erbrechen. Die Voraussetzung ist nur, daß die Rotationen genügend lange fortgesetzt werden. Dasselbe — eine genügend lange Dauer des Schiffschlingerns usw. — ist ja übrigens auch für das Auftreten der Seekrankheit eine

---

[1] Die an den klinischen Drehstühlen angebrachten Kopfstützen vermindern zwar diese Schlingerbewegungen, genügen aber durchaus nicht zu einer sicheren Kopffixation.

[2] Auch mit solchen unbequemen Kopflagen kann man sich, selbst wenn der Kopf bedeutend exzentrisch liegt, fast ohne Gefahr nauseakrank zu werden, beliebig lange drehen lassen, wenn für eine ausreichende Kopffixation (am besten mit Beißbrett) Vorsorge getroffen ist.

[3] Fischer, M. H.: Z. exper. Med. **61**, 608 (1928) — Med. Klin. **32**, Nr 50 (1927) — Klin. Wschr. **7**, 1079 (1928).

[4] Fischer, M. H.: Erg. Physiol. **27**, 209 (1928); auch separat München: J. F. Bergmann 1928.

[5] Dies muß der Fall sein, um überschwellige Beschleunigungen bzw. Verzögerungen zu erhalten. Vgl. dazu W. E. Mulder: Proefschrift, Utrecht 1908.

Vorbedingung. Der Vorteil der experimentellen Drehmethode besteht nicht zum letzten darin, daß sie genau abstufbare Reize erlaubt. Die Drehung läßt sich, wenn bedrohliche Erscheinungen auftreten, jederzeit sofort abbrechen.

M. H. Fischer hat mit dieser Testmethode rund 60 Versuchspersonen im Alter von 19—35 Jahren, meist von 20—22 Jahren (Studenten und Ärzte) untersucht. Aus Billigkeitsgründen wurde die Zahl von 10—15 Rotationen nur selten überschritten, wenn notwendig, wurde sogar schon früher abgebrochen. Selbst unter diesen Bedingungen blieben kaum 10% der Versuchspersonen[1] frei von vegetativen Erscheinungen, die zum Symptomenkomplex der Nausea gehören.

Vor jeder Prüfung wurde Puls, Atmung und Blutdruck gemessen, knapp nach der Rotation wieder. Die Versuchspersonen durften nach Belieben die Augen während der Rotation[2] offen oder geschlossen halten. Nach der Rotation mußten die Versuchspersonen aufstehen, es wurden das Umfallen (Standsicherheit mit geschlossenen Augen, Zehenspitzen und Fersen aneinandergelegt), wie auch die vestibuläre Abweichreaktion (AbR) geprüft. Subjektiv wurde speziell auf „Schwindel", eventuelles Hitzegefühl, Magendruck und Übelkeiten geachtet, welche die Versuchspersonen zu beschreiben hatten. Objektiv wurden die Gefäßreaktionen, speziell im Gesicht, beobachtet — zunächst war in der Regel eine oft sehr starke Röte zu sehen, die aber bald einer längerdauernden Leichenblässe Platz machte —, dann Schweißsekretion, Speichelsekretion, Singultus, Rülpsen und der Allgemeinzustand, der häufig in einer allgemeinen Schlappheit, Niedergeschlagenheit seinen Ausdruck fand.

Während der Rotationen hat man das Gefühl, sehr stark auf und ab geschaukelt zu werden; viele der Versuchspersonen verglichen das zutreffend mit jenen Zuständen, wie sie auf hoher stürmischer See eintreten. Der *Schwindel* ist *äußerst heftig*. Zu fehlen scheint, was die Engländer „Sensation of want of support" nennen, das Gefühl, als würde der Boden unter den Füßen schwinden, was besonders bei der Dünung und beim Stampfen des Schiffes sehr häufig angegeben wird. Der Schwindel beinhaltet u. a. eine Kombination jener, infolge der ständigen Lageänderung des Kopfes ständig in ihrer scheinbaren Richtung und scheinbaren Drehungsebene wechselnden, Drehempfindungen, die zuerst Purkinje beschrieben hat. Daneben besteht ein beängstigendes *Fallgefühl*, dem objektiv Erscheinungen entsprechen, die unter das Bild der vestibulären „*Fallreaktion*" gehören. Der Kopf der Versuchspersonen wird oft, für Momente ihrem Willen entzogen, nach wechselnden Richtungen geschleudert. Es ist besonderes Gewicht darauf zu legen, daß bei dieser Starkreizmethode — als eine solche ist sie wohl anzunehmen — *kein distinkter Nystagmus* weder während noch auch nach dem Stoppen vorhanden zu sein braucht. Bekanntlich hat man auch auf See bei schwer Seekranken übereinstimmend keinen Nystagmus gefunden.

Symptome nach der Rotation in Prozentzahlen.

	„Schwindel"	Abweichreaktion	Umfallen	Gefäßreaktion	Schweißsekretion	Hitzegefühl	Magendruck	Übelkeit	Speichelsekretion	Aufstoßen, Gähnen, Singultus	Schlappheit	Empfindlichkeit
+++	40	11	30	49	23	20	29	15	7	5	5	25
++	30	40	26	22	29	30	12	15	10	7	20	17
+	30	49	44	24	41	40	20	15	23	7	20	17
Ø	Ø	Ø	Ø	5	7	10	39	55	60	81	55	20
(+)[3]	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	21

[1] Bei einem Kollegen, der — vor einer Seereise — besonderen Wert darauf legte, seine Disposition zur Nausea genauestens zu kennen, steigerte sich im Laufe von ca. 30 Drehungen die Übelkeit bis zum Erbrechen; er litt nachher noch mehrere Stunden.

[2] Der Drehsessel muß für diese Zwecke unbedingt mit Rückenlehne und Armlehnen versehen sein, denn es entwickeln sich infolge des Kopfschlingerns Fallreaktionen, die sehr leicht ein Abstürzen vom Sessel zur Folge haben können.

[3] (+) bedeutet eine ganz geringe Empfindlichkeit.

Veränderung von Pulsfrequenz, Blutdruck und Atmungsfrequenz knapp nach der Rotation.

	Pulsfrequenz			Blutdruck			Atmungsfrequenz		
Zunahme	40%	20	2%	55%	10—15	30%	58%	6—8	10%
		10—12	8%		5—10	25%		2—5	48%
		5—8	30%		—	—		—	—
Abnahme	46%	20—35	3%	12%	10—30	5%	12%	2—5	12%
		10—16	10%		5—10	7%		—	—
		4—10	33%		—	—		—	—
Ø	14%	—	—	33%	—	—	30%	—	—

Rotationszahlen.

Rotationszahlen	
15	48%
10	42%
<10	10%
!![1]	24%

Wenn in der vorstehenden Tabelle[2] die beobachteten Symptome bei obiger Reizmethode in Stufen eingeteilt sind, so haftet einem solchen Vorgehen naturgemäß eine gewisse subjektive Unsicherheit an, so genau auch die Protokolle geführt wurden. Pulsfrequenz, Blutdruck und Atmungsfrequenz wurden gemessen; es wurden sowohl Erhöhungen wie Erniedrigungen gefunden. Ob die Erniedrigungen allein auf vestibuläre Einflüsse zurückzuführen sind, erscheint zumindestens zweifelhaft. Die meisten Versuchspersonen hatten vor der Prüfung eine gewisse Angst, die sich manchmal während der Rotation noch steigerte und erst nach derem Ende abklang. Dieser psychische Faktor kann an sich Puls-, Atemfrequenz und Blutdruck steigern; die anschließenden Erniedrigungen können darum sehr wohl, wenigstens teilweise, mit dem Verschwinden der Angstzustände zusammenhängen. Wotzilka[3] fand, daß nach der üblichen 10maligen Rotation unmittelbar oft eine Steigerung des Blutdruckes auftrat, die dann einer Senkung Platz machte; in anderen Fällen wieder trat gleich eine längerdauernde Blutdrucksenkung ein. Pulsfrequenzzunahme und Blutdruckerhöhung gingen nicht unbedingt parallel.

Das *Wesentlichste* bei der Methode M. H. Fischers zur Erzeugung experimenteller Nausea liegt zweifellos in dem Kunstgriffe, *ständige Schlingerbewegungen des Kopfes während der Rotation* ausführen zu lassen. Gerade dieses Moment erwies sich als das wirksamste. Dadurch wird verständlich, daß Rotationen mit freigegebenem Kopfe auch ohne absichtliche Schlingerbewegungen leichter zu Nausea führen als Drehungen mit festfixiertem Kopfe; im ersten Falle erfährt ja der Kopf zwangsläufig unvermeidbare passive Verlagerungen, welche die Versuchsperson immer wieder zu korrigieren trachtet.

Sehr ausführliche Untersuchungen über experimentelle Nausea stammen von Byrne (1912). Weil der *günstige Einfluß der Rückenlage* bei Seekrankheit eine allgemeine Tatsache ist, führte Byrne Rotationen in verschiedenen Körperlagen durch; er verwendete dazu ein hängendes Drehbrett, rotierte mit demselben kurz oder lang mit oft wechselnden Geschwindigkeiten, ließ also während einer Drehung wiederholt Beschleunigungen einwirken. In aufrechter (sitzender) Stellung ließ sich durch solche Rotationen in der Regel das typische Bild der Nausea auslösen; dieselben Personen konnten dagegen in Rückenlage auch bei protrahierten Rotationen kaum seekrank gemacht werden. Die Seitenlage wirkte schon etwas ungünstiger. Es kann kein Zweifel sein, daß in den beiden letztgenannten Lagen infolge der größeren Exzentrizität des Kopfes die auf denselben wirkenden Zentrifugal- und Progressivbeschleunigungen absolut größer sein müssen, als wenn die Versuchsperson möglichst zentriert sitzt. Hingegen hebt aber die Rückenlage die freie aktive sowie passive Beweglichkeit des Kopfes (Schlingern) zum größten Teile auf, die Seitenlage beschränkt sie wesentlich. Dieses Moment scheint — abgesehen von evtl. noch anderen hinzukommenden Umständen — wohl nach dem oben Mitgeteilten von ganz besonderer Bedeutung zu sein.

[1] !! bedeutet, daß eine längere Rotation zu starken Übelkeiten und Erbrechen geführt hätte.
[2] Aus M. H. Fischer: Z. exper. Med. **61**, 608 (1928).
[3] Wotzilka, G.: Z. Ohrenheilk. **10**, 127 (1924).

Byrne hat bei seinen Untersuchungen eine detaillierte Analyse der Einwirkungen auf den Magendarmkanal und den Zirkulationstrakt durchgeführt und eine weitgehende Parallelität mit den Symptomen der Seekrankheit feststellen können[1].

Konnte bisher für die Entstehung der Nausea während der Rotation das Kopfschlingern, welches zu ständigen Bogengangsreizungen führt, als ein besonders bedeutsamer Faktor erkannt werden, so gibt es noch eine Möglichkeit, *nach einer Rotation*, nach einer stärkeren negativen Beschleunigung — wenigstens vorübergehend — *nauseaähnliche Erscheinungen* zu erzeugen. Wenn man knapp nach einer Rotation mit genügender Geschwindigkeit eine Änderung der Kopfstellung ausführen läßt, so entstehen die erstmalig von Purkinje[2] beschriebenen Drehempfindungen neben der „Fallreaktion" (Bárány, Breuer, M. H. Fischer und E. Wodak); gleichzeitig damit macht sich eine manchmal recht heftige Nausea bemerkbar. Da Beschleunigungsmomente in der Weise wie während der Rotation hier naturgemäß nicht in Betracht kommen, ist eine befriedigende Deutung in diesem Falle keine einfache Angelegenheit[3].

Auch Wasserspülungen des äußeren Gehörganges — bei der zu Funktionsprüfungen des Vestibularapparates allgemein benützten *Calorisationsmethode* —, d. h. also Einwirkungen von Wärme und Kälte auf das Innenrohr, führen zu nauseaähnlichen Erscheinungen bei empfindlichen Versuchspersonen. Dies tritt vornehmlich bei den von Bárány eingeführten *Massenspülungen* ein, während es gerade einer der Hauptvorteile der Kobrakschen Minimalspülungen ist, daß die Unannehmlichkeiten ausbleiben. Byrne hat darauf aufmerksam gemacht, daß die Nausea am stärksten bei Spülungen im Stehen, geringer im Sitzen und am geringsten im Liegen ist. Doch sind zweifellos die Unterschiede anderer Natur als bei verschiedenen Körperlagen während einer Rotation. Es läßt sich bei genügend lange ausgedehnten Spülungen mit entsprechend von der Körpertemperatur differentem Wasser auch bei bester Kopffixation die Nausea schließlich nicht vermeiden. Aber auch hier wird die *Nausea durch Kopfbewegungen nach der Spülung* in der Regel *wesentlich beschleunigt und verstärkt*. Nun werden durch solche Kopfbewegungen, wenn sie nicht zu rasch erfolgen, oder besser durch aufeinanderfolgende langsame Lageveränderungen des Kopfes, immer wieder wechselnde Endolymphbewegungen[4] ausgelöst; man wird darum nicht fehlgehen, wenn man diese mit der Verstärkung der Nausea in einen ursächlichen Zusammenhang bringt. Die Analogie mit den Vorgängen bei der Rotation ist auffallend.

Gleichzeitige äquale Doppelspülungen beider Ohren führen dagegen, wenn sie in einer sog. „absoluten Indifferenzlage", die durch Wagrechtstellung des horizontalen Bogengangspaares ausgezeichnet ist[5], zu keiner Nausea, wie ausgedehnt und wie stark die Spülung auch sein mag; es entstehen dabei allerdings auch keinerlei vestibuläre Reflexe und kein „Schwindel". Diese Tatsache hat Byrne zu der Behauptung geführt, daß solche Doppelspülungen überhaupt nie

---

[1] Zahlreiche interessante tierexperimentelle Untersuchungen über die vegetativen Auswirkungen des Vestibularapparates (z. B. Blutdrucksenkungen während bzw. nach einer Drehung) sind von Spiegel und Demetriades [vgl. die angeführte zusammenfassende Darstellung von E. A. Spiegel (1926)] und J. H. Kremer (1921) ausgeführt worden.

[2] Purkinje, J. E.: Med. Jb. d. k. k. österr. Staates **6**, 2. St., 79 (1820).

[3] Vgl. darüber M. H. Fischer: Zitiert auf S. 502.

[4] Daß bei calorischer Reizung des Ohres Endolymphströmungen (Bárány) auftreten, ist heute keine Hypothese mehr; eine offene Frage ist aber, ob diese für die Auslösung der vestibulären Erscheinungen bei der Calorisation *allein* in Betracht kommen.

[5] Fischer, M. H. u. C. Veits: Pflügers Arch. **217**, 357 (1927). — Veits, C.: Arch. Ohrenheilk. **118**, 303 (1928).

Nausea zur Folge haben. Das ist irrig; führt man den Kopf aus der Indifferenzlage heraus oder besser, läßt man wiederholt hintereinander Lageveränderungen des Kopfes vornehmen, dann kann die Nausea sogar recht heftig werden (M. H. Fischer und C. Veits[1]). Wieder sind es wechselnde Endolymphströmungen, die in solchen Fällen auftreten. Besonders begünstigend sind seitliche Lageänderungen des Kopfes, die zu einer ungleichen Orientierung der Labyrinthe zur Schwerkraftrichtung führen. In allen jenen Fällen, wo beide Labyrinthe zur Schwerkraftrichtung gleich orientiert bleiben, ist die Nausea minder heftig. Diese Tatsache läßt vermuten, daß vielleicht gerade die Ungleichheit, die Asymmetrie der Vorgänge in den beiden Labyrinthen, wie sie ideal bei der einseitigen Spülung verwirklicht ist, besonders geeignet ist, Nausea hervorzurufen. Daß die Nausea bei symmetrischen Vorgängen in den beiden Labyrinthen sehr gering ist oder völlig fehlt, mag man mit zentralen Erregungsinterferenzen in Verbindung bringen können. Darüber ließen sich verschiedene Auffassungen entwickeln.

Die Bequemlichkeit der calorischen Reizmethode hat Anlaß gegeben, unter solchen Umständen die vegetativen Auswirkungen zu untersuchen. Zunächst hat Byrne eine Reihe solcher Untersuchungen vorgenommen. Allers und Leidler[2] haben beim Menschen am häufigsten eine Verkürzung der Inspiration und Verlängerung der Exspiration gefunden. Dieselben Autoren berichten auch von einer Beeinflussung des Armplethysmogramms. M. H. Fischer und E. Wodak[3] konnten feststellen, daß es bei calorischer Kaltreizung zu einer Vasokonstriktion der Armgefäße (plethysmographische Methode) kommen kann; jedoch fallen die Versuche wechselnd aus. Es läßt sich bei calorischer Reizung am Menschen nicht entscheiden, inwieweit die Veränderungen der Atmung und des Armplethysmogramms auf vestibuläre Reizeffekte zurückzuführen sind, denn man kann bei den Spülungen eine sensible Reizung des Gehörganges nicht vermeiden. Was dergleichen Reize für bunte Reflexwirkungen zur Folge haben, ist allgemein bekannt. Endlich ist nicht auf die leichte Veränderlichkeit der Gefäßfüllung, speziell der Haut und der Atmung durch psychische Einflüsse zu vergessen.

Erst Spiegel und Demetriades[4] konnten in Tierversuchen unter gewissen Kautelen (Kälte-Wärme-Reizung vermittels einer durch die Bulla ossea ins Mittelohr eingeführten durchspülten Kanüle) einwandfrei nachweisen, daß derartige Vestibularisreizungen Blutdrucksenkungen zur Folge haben. Atmungsveränderungen ließen sich nicht mit der notwendigen Regelmäßigkeit feststellen. Auch galvanische Labyrinthreizungen erzeugten Blutdrucksenkungen.

Die galvanische Labyrinthreizung verursacht beim Menschen, wenn sie nicht abnorm stark ist, in der Regel keine erheblichen Nauseasymptome oder erweist sich diesbezüglich überhaupt als einflußlos.

2. Nausea-Symptome bei optokinetischer Reizung.

Zu den empfohlenen Vorbeugungsmaßregeln gegen Nausea auf See gehört unter anderem auch das Gebot: die Augen zu schließen. Es ist eine Erfahrungstatsache, daß eine solche Maßregel günstig wirkt. Deutungsversuche sind darüber viele und eigenartige gemacht worden. Man hat gerne davon gesprochen, daß

[1] Fischer, M. H. u. C. Veits: Zitiert auf S. 505.

[2] Allers, R. u. R. Leidler: Klin. Wschr. **2**, 1808 (1923) — Pflügers Arch. **202**, 278 (1924).

[3] Fischer, M. H. u. E. Wodak: Pflügers Arch. **202**, 553 (1924).

[4] Spiegel, E. A. u. Th. D. Demetriades: Pflügers Arch. **196**, 185 (1922); **205**, 328 (1924) — Mschr. Ohrenheilk. **58**, H. 1 (1924) — Z. Ohrenheilk. **6**, 472 (1923). — Demetriades, Th. D.: Z. Ohrenheilk. **18** II, 621 (1927).

es zu einer optischen „Verwirrung" komme. ABELS z. B. schreibt: „Der bei all dem eine große Rolle spielende ‚optische Schwindel' wirkt ja auch in erster Linie durch die Affektion der ungebührlich und in fremdartiger Weise in Anspruch genommenen motorischen Zentren." Was man sich darunter vorzustellen hat, ist doch wohl, wie es scheint, nicht ganz klar.

Es erscheint deshalb von Wert, Bedingungen kennen zu lernen, die eine eingehendere Analyse dieses „*optischen Schwindels*" mit seinen Begleiterscheinungen zulassen. Altbekannt sind die Beobachtungen, daß man auf einer Flußbrücke stehend, den Eindruck haben kann, mit der Brücke stromaufwärts zu fahren, während das Wasser ruhig zu stehen scheint. MACH[1] hat mit seinem Teppichversuche solche Bedingungen experimentell nachgeahmt. Man kann nun auch eines der üblichen optischen Drehräder benützen, die aus lotrechten schwarzen und weißen Streifen auf einem Papierzylinder bestehen. Befindet man sich innerhalb eines solchen und fixiert die vorbeilaufenden Streifen, dann zeigt sich an den Augen der bekannte *optokinetische* (BORRIES[2]) *Nystagmus*. Gleichzeitig treten dabei ganz charakteristische, sog. „*optokinetische Körperreflexe*" auf, die zu erheblichen Gleichgewichtsstörungen, bis zum Umfallen führen können (M. H. FISCHER mit E. WODAK und C. VEITS[3]).

Nun gibt es Bedingungen unter dem Drehrade, bei deren Einhaltung das tatsächlich rotierende Rad völlig stille zu stehen scheint, die Versuchsperson dagegen in umgekehrter Richtung gedreht zu werden vermeint: es treten sog. optokinetische Drehempfindungen („Eigenvektionen") auf. Das Eigenartige ist, daß bei dergleichen längerdauernden Versuchen nun nicht selten eine heftige *Nausea* mit Gefäßerscheinungen, Hitzegefühl, Schweißsekretion, Übelkeiten u. dgl. auftritt[4]. Da von einer Vestibularisreizung, von Körperbeschleunigungen in einem solchen Falle keine Rede sein kann, müssen die Ursachen dieser Nausea mit den optokinetischen Reizen in einem Zusammenhange stehen. Es ist vielleicht möglich, daß diese Nausea eine Folgeerscheinung des vorhandenen optokinetischen „Schwindels" ist, da sie immer erst eine Zeitlang nach dessen Bestehen auftritt. Doch läßt sich diese Frage keineswegs endgültig entscheiden. Die optokinetischen Drehwahrnehmungen (Eigenvektionen) ihrerseits hängen von einem bestimmten Verhältnis zwischen Drehradbewegung und Augenmuskeltätigkeit ab. Über diesbezügliche ausführliche aufklärende Studien mit A. E. KORNMÜLLER kann hier nicht näher berichtet werden[5].

Zweifellos schafft nun der Wellengang auf See Bedingungen — das läßt sich jederzeit leicht beobachten —, die eine unverkennbare Ähnlichkeit mit den angeführten Drehradbedingungen aufweisen. Sie dürften sich darum offenbar auch in gleicher Weise auswirken können. Damit dürfte, wie es scheint, wenigstens *ein* Faktor erkannt sein, der als sog. optokinetischer zum Zustandekommen der Seekrankheit mit beitragen dürfte. Es will damit nicht gesagt sein, daß wir dadurch alle optischen Einflüsse erfaßt hätten. Über weitere Denkmöglichkeiten wird noch zu sprechen sein.

---

[1] MACH, E.: Analyse der Empfindungen. 4. Aufl. Jena: Fischer 1918.

[2] Vgl. darüber G. V. TH. BORRIES: Fixation und Nystagmus. Kopenhagen: Th. Lind u. Leipzig: K. J. Kochler 1926. — CORDS, J.: Jber. Ophthalm. **48**, 347 (1921); **49**, 338 (1922) — Zbl. Ophthalm. **9**, 369 (1923). — OHM, J.: Handb. d. Neurol. d. Ohres von ALEXANDER-MARBURG **1**, 1089. Berlin-Wien: Urban & Schwarzenberg 1924 — Zur Tätigkeit des Augenmuskelsenders (1928/29).

[3] FISCHER, M. H. u. C. VEITS: Pflügers Arch. **219**, 579 (1929). Vgl. auch ST. v. STEIN: Der Schwindel. Leipzig: O. Leiner 1910.

[4] F. COLLEY-KRAFT [Z. klin. Med. **105**, 267 (1927)] hat unter dem Drehrade bei bestehenden nauseaähnlichen Symptomen röntgenologisch Motilitätssteigerungen des Magen-Darmtraktes nachweisen können.

[5] Vgl. dazu den Artikel „Schwindel", dies. Handb., dies. Bd. S. 442.

V. Ursachen der Seekrankheit.

Auf Grund der experimentellen Erfahrungen erscheint nun eine Diskussion der Ursachen der Seekrankheit möglich.

Eines ist wohl über jeden Zweifel erhaben: daß die *Hauptursache der Seekrankheit* in der *andauernden Vestibularisreizung* durch die wechselnden Beschleunigungen zu suchen ist. Nun sind die Dünung und das Stampfen am wirksamsten, wobei also die Progressiv- und Zentrifugalbeschleunigungen am größten sind. Es scheint also, als wären vor allen diese verantwortlich zu machen. Möge zunächst einmal angenommen werden, es wäre so. Dann erhebt sich die altumstrittene *Frage nach den zuständigen Labyrinthreceptoren.* Daß die Zentrifugalkraft die Otolithen beansprucht, muß nach den Abschleuderungsexperimenten von Wittmaack, Magnus und de Kleyn nebst anderen als sichergestellt angesehen werden; eine gleichzeitige Beanspruchung der Bogengangscristae kann dadurch aber nicht ausgeschlossen werden. Im Gegenteil hat es Lorento de Nò[1] durch sehr schöne Experimente an den Augenmuskeln wahrscheinlich gemacht, daß auch die Bogengangsreceptoren der Zentrifugalkraft unterliegen: er denkt an eine Verschiebung des häutigen Kanals im knöchernen mit anschließender Deformation der Crista. Als Receptoren für Progressivbeschleunigungen galten lange Zeit nach der Breuerschen Hypothese die Otolithenorgane. Genügende Beweise konnten für diese Anschauung bisher nicht erbracht werden. Lorente de Nò hat Argumente geltend gemacht, welche den Otolithen die Fähigkeit auf Progressivbeschleunigung zu reagieren, abzusprechen scheinen: sie seien zu träge Reagenten. Bei Progressivbeschleunigungen könnten sich auch die häutigen Bogengänge in den knöchernen verschieben und eine Deformation der Cristae mit sich bringen.

Diese kurzen Erörterungen dürften, wie ich glauben möchte, genügen, um zu zeigen, daß die viel vertretene *Otolithenhypothese der Seekrankheit keineswegs auf dem sicheren Boden steht*, wie es vielleicht zunächst den Anschein haben möchte. Dies schon dann nicht, wenn die obige Voraussetzung als zutreffend anerkannt wird. Unsere theoretischen Kenntnisse sind für die definitive Lösung solcher Fragen heute noch viel zu ungenügend.

Quix, auch Leiri[2] u. a. sind überzeugte Vertreter der Otolithenhypothese. Quix[3] hat als einziger ausgezeichnete topographische Untersuchungen über die Otolithen beim Menschen durchgeführt. Da nun Quix der Meinung ist, daß bei den Otolithen der Druck das Reizmoment abgibt und in Rückenlage nach seinen Befunden die Otolithen hängen, spricht er in diesem Falle von einem „blinden Fleck", „blind spot". Hier seien die Otolithen ausgeschaltet, und deshalb wirke die Rückenlage so günstig bei der Seekrankheit. Die Otolithen können in dieser Lage, die das einzige Vorbeugungsmittel gegen die Seekrankheit sei, nicht gereizt werden.

Der günstige Einfluß der Rückenlage kann aber, wie schon angedeutet wurde, noch in ganz anderer Weise verstanden werden. Quix' oben angeführte Berechnungen über die Winkelbeschleunigungen, welche auf Schiffen bei stark bewegter See auftreten, bewegen sich alle um die Schwellenwerte: dies Ergebnis hat Quix dazu veranlaßt, den Bogengangsreizungen beim Entstehen der Seekrankheit keine Bedeutung beizumessen. Seiner Meinung nach können ja nur

[1] Lorente de Nò, R.: Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.) **49**, 251 (1926) — Trav. Labor. Biol. **25**, 157 (1927/28).

[2] Leiri, F.: Z. Ohrenheilk. **16**, 565 (1926). Vgl. auch W. Wojatschek: Passow-Schaefers Beitr. **2**, 336 (1909).

[3] Quix, F. H. u. L. U. H. C. Werndly: Versl. Akad. Wetensch. Amsterd., Wis- en natuurkd. Afd., II. Sect., **23**, Nr 3 (1924).

Winkelbeschleunigungen Bogengangsreize abgeben. Anerkennt man nun auch bedingungslos die Richtigkeit der Berechnungen von Quix, dann kann man aber trotzdem zu der Anschauung kommen, daß es gerade in Rückenlage, wo Kopf und Körper des Passagiers mit dem Schiffe relativ fix verbunden sind, eben deshalb zu so geringer Nausea kommt, weil die Winkelbeschleunigungen nur schwellennahe sind oder unterschwellige Endolymphströmungen zu Folge haben. In allen anderen nicht so stabilen Körperlagen kann man beim Ungeübten m. E. nicht davon sprechen, daß nicht genügend große Winkelbeschleunigungen den Kopf treffen können, denn es kommen offenbar hier nicht nur die Schiffsbewegungen, sondern auch die ungeschickten Balancebewegungen in Betracht. Man vergleiche nur die ausgezeichnete Schilderung van Trotsenburgs, die auch Abels zitiert: „Wenn der Neuling eine Schiffsbewegung mit einer zweckmäßigen Körperbewegung zu beantworten versucht, tut er dies nur selten in der richtigen Weise und erinnert dabei an den Schlittschuhläufer oder Radfahrer, der sich zum erstenmal an das Studium dieses Sportes wagt. Der erfahrene Seemann hingegen ist vollkommen gut äquilibriert. Beim Stehen, Gehen, Sitzen: fortwährend kompensiert er automatisch die Schiffsbewegungen derart, daß sein Oberkörper immer ungefähr die vertikale Lage behält.“ Dazu kommt noch, daß die Bewegungen noch ungeschickter werden, wenn einmal die mit der Seekrankheit einsetzende Schlappheit aufgetreten ist. Während der Schlingerbewegungen des Körpers und Kopfes, wie das oben genannt wurde, wird die Lage des Kopfes zur Drehachse andauernd geändert, und es werden wohl zweifellos überschwellige Winkelbeschleunigungen wirksam. Gebückte Stellungen, Beugen über einen Koffer und ähnliches werden als besonders gefährlich bezeichnet: das sind sehr labile Körperlagen — ein gewisses Manko der optischen Gleichgewichtsregulierung mag dabei mitwirken —, wo genannte Momente besonders in Betracht kommen.

Endlich ist nicht zu vergessen, daß wir die experimentelle Nausea bei rotatorischer Reizung vornehmlich bestimmt mit Endolymphströmungen in Verbindung bringen mußten. Darüber kann eine Meinungsverschiedenheit anscheinend kaum bestehen; daß noch andere Faktoren mitspielen, wird dadurch nicht geleugnet.

Selbst wenn man sich also der Hypothese anschlösse, daß Zentrifugal- und Progressivbeschleunigungen nur auf die Otolithen wirken, müßte man allem Anscheine nach die *Otolithenhypothese der Seekrankheit* zumindest als *einseitig* bezeichnen. Wenn man immer geltend macht, das Fehlen des Nystagmus[1] bei der Nausea sei ein Beweis dafür, daß Bogengangsreize durch Endolymphströmungen nicht in Betracht kämen, so, glaube ich, kann dieser Schluß nach den vorausgegangenen experimentellen Feststellungen nicht mehr als bindend angesehen werden.

Die Seekrankheit hat eine gewisse *Latenzzeit*, d. h. sie tritt nicht unmittelbar, sondern erst allmählich nach Beginn der Schiffsschwankungen auf. Das deutet darauf hin, daß es offenbar *wiederholter Reize* bedarf. Bei der oben besprochenen experimentellen, besonders wirksamen Rotationsmethode ist ja auch gerade das Charakteristicum, daß infolge des Kunstgriffes der Kopfschlingerbewegungen andauernde Winkelbeschleunigungen, Zentrifugal- und Progressivbeschleunigungen verschiedener absoluter Größe zur Einwirkung kommen. Nun ist bekannt[2], daß Bogengangsreizungen durch Winkelbeschleunigungen — wenigstens beim Menschen — *langdauernde, rhythmisch abklingende Erregungsvorgänge* in den zugehörigen nervösen Zentralorganen zurücklassen. Für die durch Progressiv- und

[1] G. H. Oriel (Lancet **1927**, 11) hat bei 5000 Seekranken *nie* Nystagmus gesehen und lehnt daher die labyrinthäre Genese der Nausea überhaupt ab.

[2] Vgl. dazu M. H. Fischer: Die Regulationsfunktionen usw. 1928.

Zentrifugalbeschleunigungen ausgelösten Erregungsvorgänge ist ein ähnliches Verhalten nach gewissen Anhaltspunkten als wahrscheinlich zu bezeichnen. Bei wiederholten Reizungen wird es darum anscheinend in den nervösen Zentralorganen zu recht komplizierten Vorgängen kommen, die wir kaum übersehen können und über die sich nur, allerdings nicht bindende, Vorstellungen machen lassen. Man könnte an eine Art Bahnung, an eine Summation unterschwelliger Erregungen, evtl. an eine Umstimmung denken, die zu einer Herabsetzung der Schwellenwerte führt u. dgl. Solche Gedankengänge führen zu der Auffassung, daß eine allmähliche *Empfindlichkeitssteigerung der nervösen Zentralorgane*, wie man das vielleicht nennen dürfte, für das Zustandekommen der Seekrankheit von grundlegender Bedeutung ist. Eine solche Erkenntnis bei einer eventuellen pharmakologischen Therapie zu berücksichtigen, wird man gut tun.

Es gibt eine *Gewöhnung an Seefahrten*, eine Anpassung, die so weit gehen kann, daß jede Nausea überhaupt ausbleibt. Man hat auch den Befund erheben können, daß bei wiederholten Rotationsserien die Dauer des Nachnystagmus abnimmt (Dodge, Griffith, Güttich, Holsopple u. a., Literatur bei M. H. Fischer). Wenn auch diese Erscheinung nicht ganz einfach zu beurteilen ist, da zunächst vor allem die raschen Korrektivbewegungen des Nystagmus ausbleiben, so gehört sie doch in dieselbe Kategorie. Wenn man darum von einer „*Adaptation*" *des Vestibularapparates* sprechen will, so kann dies nur so verstanden werden, daß es sich um eine Anpassung oder mit einfachen Worten um eine Abstumpfung der nervösen zentralen Verbindungen und Stationen handelt. Es ist dann auch leicht zu verstehen, daß eine Nausea trotz weiterbestehender Reizbedingungen im Laufe von einigen Tagen allmählich abklingen kann[1]. Daß hierin allerdings große individuelle Unterschiede bestehen, ist allgemein bekannt: es gibt ja Personen, die nie zu einer Gewöhnung kommen. Diese Unterschiede dürften gleichfalls in erster Linie auf die verschiedene Beschaffenheit der nervösen Zentralorgane zurückzuführen sein; daß darin eine große Variabilität besteht, dürfen wir aus den verschiedensten Gründen vermuten. Eine einmal erfolgte *Gewöhnung* braucht *keineswegs eine absolute* zu sein; wenn besondere Reizbedingungen bestehen, kann sie durchbrochen werden. So erkranken auch langjährige Seefahrer bei sehr starken Stürmen gelegentlich aufs neue. Auch das gelegentliche Wiederauftreten der Nausea bei Wechsel der Schiffstype dürfte hierher gehören.

Offenbar hängt aber die relativ große *Resistenz erfahrener Seeleute* gegen die Seekrankheit auch noch damit zusammen, daß dieselben ihr Gleichgewicht viel leichter und vollkommener zu erhalten imstande sind (vgl. das Zitat von van Trotsenburg S. 509). Van Trotsenburg und Schepelmann weisen auf die besondere Bedeutung dieser „Kompensationen" der Schiffsbewegungen hin. Abels hält die Vorstellungen dieser beiden Autoren über die „Kompensationen" für gezwungen und legt vielmehr Gewicht „auf die prinzipielle Wichtigkeit der *Neuerwerbung bewegungsregulierender Fähigkeiten* beim Vorgange der Gewöhnung sowie die damit zusammenhängenden begünstigenden Umstände". Mir möchte scheinen, daß die genannten drei Autoren eigentlich über die Wichtigkeit der vollkommeneren, gleichgewichtserhaltenden Fähigkeiten geübter Seefahrer einig sind, daß aber keiner von ihnen den ursächlichen Grund erkennt, weshalb diese Fähigkeiten betreffs der Resistenz gegen die Seekrankheit so viel ausmachen. Bevor man psychologische Deutungen heranzieht, müssen wohl erst physio-

[1] Es ist interessant, daß sich solche Anpassungen auch bei Tieren finden lassen. Pozersky [C. r. Soc. Biol. Paris **85**, 702, 769 (1921)] unterwarf Hunde stundenlangen gleichmäßigen Schaukelbewegungen: anfangs reagierten die Tiere mit Erbrechen, nach einigen Wiederholungen aber blieben sie völlig frei von solchen Nauseaerscheinungen.

logische berücksichtigt werden. Es ist hier anscheinend vor allem der schon oft diskutierte Faktor maßgebend, daß das ungeschickte Hin- und Hertaumeln der Ungeübten, speziell wenn sie schlapp geworden sind, mit den oft ruckartigen Kopf-Schlingerbewegungen aus schon erörterten Gründen noch maßgebende Beschleunigungen schafft, denen der Geübte entgeht. Andere, einstweilen nicht so klar übersehbare Momente mögen noch mitspielen.

Bisher wurde versucht, die Seekrankheit auf Grund rein physiologischer Betrachtungen zu verstehen. Ein meist nicht fehlendes Symptom der Nausea ist aber der sog. „*Schwindel*", unter dem man hier unter anderem eine abnorme „Verzerrung" des Empfindungskomplexes (ABELS), eine „Störung der Lageempfindung", „sensation of want of support", usw. versteht.

ABELS schreibt: „Immerhin aber müssen wir annehmen, daß die auf den labyrinthären und auf den Bahnen des kinästhetischen Sinnes einlangenden, in Stärke, Zusammensetzung und Dauer ganz abnorm gearteten Reize schon in den gedachten *tieferen* Hirnpartien eine widernatürliche Erregung, eine Art Verwirrung erzeugen dürften." VAN TROTSENBURG schreibt: „Kein einziger Punkt des ganzen Gesichtsfeldes bleibt unbeweglich, alles wirbelt in unregelmäßigster Weise durcheinander, was anfänglich den Eindruck eines ganz ungewöhnlichen Wirrwarrs macht. Inzwischen stören zahlreiche ungewöhnliche Reize, vom Vestibularapparat ausgehend, die normale Funktion des Kleinhirns. Der kinästhetische Apparat bereitet uns gleichfalls die größten Überraschungen. Die sonst so konstante Druckempfindung gegen die Fußsohlen ändert sich jetzt fortwährend. Beim Gehen hat man kaum eine Muskelinnervation für eine bestehende Neigung richtig dosiert, so geht es uns dabei wie jemandem, der das Pappmodell eines schweren Gewichtes hebt. Ehe man sich von einem Fehlgriff Rechenschaft geben kann, ist man schon wieder das Opfer eines folgenden geworden. Diese Reize bewirken durch ihren fortwährenden Wechsel eine vollständige Desorientierung, welche zu einer an Ratlosigkeit grenzenden Verwirrung führen kann. Bei großer Anstrengung gelingt es anfänglich noch, das Gleichgewichtsgefühl zu behalten, dadurch nämlich, daß man so viel wie möglich die ungewöhnlichen Reize zu entwirren sucht."

ABELS leitet seine Ausführungen über die Seekrankheit folgendermaßen ein: „Eine genauere Besprechung der Seekrankheit an dieser Stelle ist aber schon deswegen zweckmäßig, weil sie einen Sonderfall von asystematischem Schwindel (HITZIG) darstellt, und zwar einen, dessen Entstehungsbedingungen nach vielen Richtungen besonders variabel sind, der aber andererseits nach all diesen Richtungen besonders genau erforscht ist."

Der „*Schwindelkomplex*"[1] bei der Nausea umfaßt also offenbar auch eine Summe gleichzeitig bestehender oder unmittelbar aufeinanderfolgender, nicht immer genau analysierbarer Bewegungs- und Lageempfindungen oder -wahrnehmungen. Dieselben erscheinen vom Vestibularapparate, dem sog. kinästhetischen Sinne, bei offenen Augen auch optisch, evtl. auch von anderen Receptoren ausgelöst. Infolge der rhythmischen Reaktionsweise der nervösen Zentralorgane dürfte es zu Interferenzen der abpendelnden Erregungen mit neu hinzutretenden kommen, was vielleicht den Komplexcharakter des sog. „Schwindelgefühls" mitbedingt.

Die hier interessierende Frage, ob dieser „*Schwindel*" lediglich *ein Begleitsymptom der Nausea* ist, *oder* ob er auch *eine Ursache* für die vegetativen und Folgeerscheinungen der Seekrankheit abgibt, ist schwer einwandfrei zu beantworten. Bei den besprochenen experimentellen Methoden und wohl auch auf hoher See geht er gewöhnlich den vegetativen Erscheinungen voraus. Noch mehr gilt dies für das Auftreten der optokinetisch erzeugten Nausea[2]. Dies kann jedoch kein Beweis dafür sein, daß der „Schwindel" die Ursache der Nausea ist; die vegetativen Erscheinungen könnten einfach eine größere Latenzzeit haben. Wichtig ist die Tatsache, daß die *Seekrankheit auch Schlafende* überfallen kann. Auch Tiere werden, wie schon erwähnt, seekrank. Man hat zwar oft geschrieben, daß auch Tiere dem „Drehschwindel" unterliegen; dieser Ausdruck ist aber

[1] Genaueres darüber s. im Artikel „Schwindel", dies. Handb., dies. Bd. S. 442.

[2] Diesbezüglich kann hier ein einigermaßen begründetes Urteil einstweilen noch nicht mit Sicherheit abgegeben werden. Vgl. auch F. LEIRI: Z. Ohrenheilk. 17, 392 (1927).

inkorrekt. Was man beobachten kann, sind Reflexe, Gleichgewichtsstörungen u. dgl.; über eventuelle Drehempfindungen, Schwindel usw. können wir ein Urteil nicht abgeben. Dazu hat Kreidl zeigen können, daß *Tiere auch noch nach Exstirpation des Großhirns und Kleinhirns* mit seiner Schaukelmethode „*seekrank*" gemacht werden können.

Diese Argumente deuten darauf hin, daß der „*Schwindel*" *keine absolute Voraussetzung für das Auftreten der Nausea* sein muß. Auch Abels (vgl. S. 511) nimmt einen prinzipiell ähnlichen Standpunkt ein, wenn man auch seine Worte leicht mißverstehen kann. Wollte man die sog. „Verwirrung", die „Verzerrung" des Empfindungskomplexes usw., also psychologische Momente als Hauptursachen der Seekrankheit in den Vordergrund stellen, so würde man zweifellos irregehen. Schon mit Rücksicht auf die Tatsache, daß auch Tiere seekrank werden, müßte man einen solchen homozentrischen Standpunkt ablehnen.

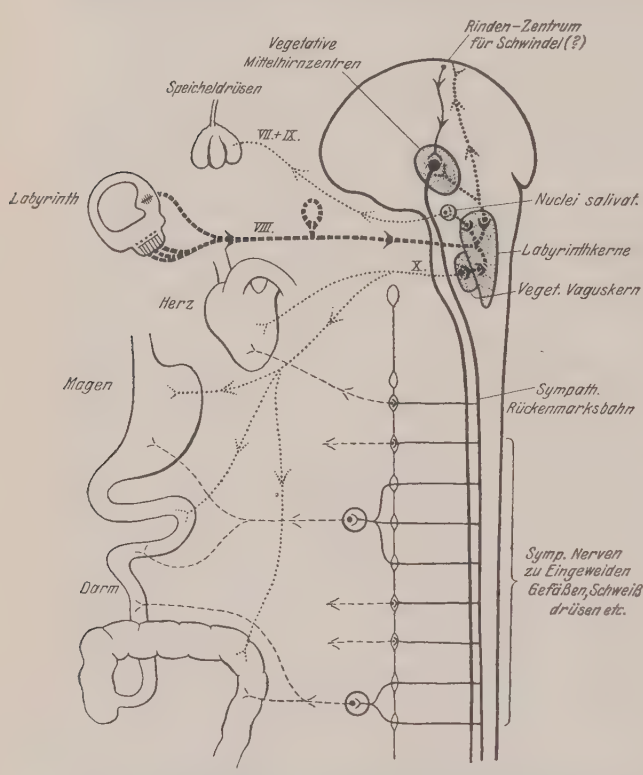


Abb. 192. Grobes Schema über das Zustandekommen der vegetativen Nauseasymptome. (Wenn auch auf dieser grobschematischen Darstellung anscheinend den vegetativen Zentren im Mittelhirne allein Beachtung geschenkt wird, so soll damit nicht gemeint sein, daß nicht etwa auch medulläre Zentren in Betracht kommen könnten.)

Wir sind aber andererseits nicht in der Lage bestimmt ausschließen zu können, daß der „*Schwindel*" *die Nausea beeinflussen* bzw. verschlimmern *kann*. Bei den experimentellen Untersuchungen am Drehstuhle ist der „Schwindel" in der Regel mit einem beängstigenden Fallgefühl verbunden und deswegen gefürchtet; aber auch weil die Versuchsperson bald merkt, daß sich Übelkeiten anschließen. Sie verknüpfen ihn deshalb unwillkürlich ursächlich mit der Nausea. Es gibt zwar eine Möglichkeit — vgl. weiter unten —, durch ein Pharmakon die vegetativen Symptome der Nausea fast vollkommen zu verhüten, ohne daß dabei der Drehschwindel wesentlich vermindert würde; er wirkt unter solchen Umständen dann geradezu belustigend. Allein es könnte sich hierbei um eine pharmakologische Blockade der nervösen Verbindungen zu den vegetativen Zentren des Mittelhirns und der Medulla handeln; unsere Frage kann deshalb durch diese Tatsache auch nicht endgültig beantwortet werden. Solange nicht weitere klärende Untersuchungen anderes lehren, müssen wir darum wohl dem *Schwindel die Möglichkeit einer gewissen ursächlichen Beteiligung an der Nausea* beim Menschen zubilligen. Aus diesem Grunde ist auch auf dem Schema Abb. 192 diese Möglichkeit vorgesehen.

Bei den verschiedenen Deutungsversuchen der Seekrankheit hat man auch daran gedacht, daß *mechanische Einflüsse* besonders auf die Organe des Ver-

dauungstraktes mitspielen. Es ist angegeben worden, daß Sicherung der Baucheingeweide durch Leibbinden, Festschnüren des Leibriemens usw. günstig wirken können. Da sowohl die Progressiv- als auch die Zentrifugalbeschleunigungen mit der Schwerkraft eine Resultierende bilden, deren Richtung und Größe sich in Abhängigkeit von den beiden ersten ändert, unterliegen verschiebliche Organe gewiß Lageveränderungen. Daß solche einen Einfluß nehmen können, ist nicht auszuschließen.

Die *verschiedene Empfindlichkeit* verschiedener Personen versteht sich nach den vorausgegangenen Erörterungen recht leicht, wenn man den sehr variablen Zustand der nervösen Zentralorgane[1] berücksichtigt unter der Voraussetzung, daß das periphere Labyrinth funktioniert. Bekanntlich sind *Säuglinge* und Kleinkinder gegen die Seekrankheit überhaupt *immun;* mit zunehmendem Alter geht diese Immunität verloren. Ein allgemein gültiger Zeitpunkt läßt sich naturgemäß schwer angeben, jedenfalls aber gibt es Kinder von etwa 2—3 Jahren, die schon seekrank werden. Nun sind nach zahlreichen Untersuchungen die primitiven vestibulären Reflexe (Drehnystagmus, Kopfdrehreflexe, Lagereflexe) bei Säuglingen schon vorhanden; jedoch befindet sich speziell noch das Gehirn in einem Entwicklungsstadium. Es ist zu vermuten, daß dies die Ursache für die Immunität abgibt. Abels meint, daß „jene höheren assoziativen und regulierenden Apparate, die die Zusammenfassung, Verarbeitung und regulatorische Auswertung nicht nur der labyrinthären sondern auch der kinästhetischen wie optischen Eindrücke vermitteln, also dem statischen Sinne im weiteren Umfange etwa nach dem von Hitzig oder Kobrak gegebenen Darlegungen entsprechen und die Gleichgewichtsverhältnisse in der Ruhe und in der Bewegung gewährleisten", überhaupt noch keine oder eine minimal ausgebildete Funktionshöhe aufweisen.

VI. Die Eisenbahnkrankheit und Fliegerkrankheit.

Die *Eisenbahnkrankheit* ist eine mildere Form der Nausea und tritt seltener, nur bei sehr empfindlichen Personen auf, wenn sie auf Zügen mit relativ großen Geschwindigkeiten fahren. Besonders das Schleudern der Wagen beim Durchfahren schärferer Kurven ist ein auslösendes Moment, wo also in erster Linie Zentrifugalbeschleunigungen wirksam werden; doch dürften auch überschwellige Winkelbeschleunigungen in Frage kommen. Rückenlagerung wirkt günstig; es genügt aber in der Regel schon ein festes Anlehnen des Kopfes an die Wagenwand oder Bank, um eine Besserung zu erreichen. Es ist nicht zu vergessen, daß andererseits gerade auf der Eisenbahn optokinetische Momente (optokinetischer Schwindel) maßgebend sein können.

Die *Fliegerkrankheit*, soweit sie in den Rahmen der vorliegenden Besprechung gehört, umfaßt nicht jene Symptome, die durch die Verminderung des Partialdruckes des Sauerstoffes, durch die Kälte usw. beim Fluge in großen Höhen (Höhenkrankheit, vgl. L. H. Bauer [1926]) ausgelöst werden. Es handelt sich hier um jene Nauseaerscheinungen, welche die Folge von bestimmten Beschleunigungen sind.

Nach Wulffthen-Palthe ist die Nausea beim Fliegen ein relativ seltenes Vorkommen; sie tritt, wie auch der französische Flieger Ferry[2] bemerkt, haupt-

[1] Neurastheniker und nervöse Personen überhaupt gelten im allgemeinen als überempfindlich gegen Seekrankheit. Es ist klar, daß speziell in solchen Fällen üble Gerüche, große Hitze in den Kabinen und ähnliche Momente einen ungünstigen Einfluß ausüben können. Daß zerstäubtes Seewasser zu Intoxikationen führen soll, wie man früher manchmal geglaubt hat, ist wohl ein Irrtum. Das Rauchen soll, offenbar infolge einer erregbarkeitssteigernden Wirkung des Nicotins, die Empfindlichkeit gegen Nausea erhöhen.

[2] Vgl. dazu F. Leiri: Z. Ohrenheilk. **17**, 381 (1927).

sächlich dann auf, wenn das Flugzeug durch eine warme Luftwelle plötzlich gehoben wird oder in einem sog. kalten Luftloch rasch absackt. Die auftretenden Erscheinungen sind jenen bei der Seekrankheit ganz verwandt. Die Frage der Receptoren für Vertikalbeschleunigungen ist bereits oben erörtert worden. Erhebliche Winkelbeschleunigungen kommen nach Wulffthen-Palthe bei den heutigen Flugzeugen nur während der sog. „Schraubenstürze" („spin") vor; dabei tritt unter Umständen ein äußerst heftiger Schwindel mit Nausea ein, was nicht selten zu Fliegerunfällen geführt hat (H. Head[1]).

Wulffthen-Palthe macht noch auf eine Tatsache aufmerksam, die beim plötzlichen Sinken eines Flugzeuges infolge *direkter mechanischer Reizung des Labyrinthes* zu heftigem Schwindel mit Nausea und dadurch zu Fliegerunfällen führen kann. Der Druck im Mittelohr ist gewöhnlich dem äußeren Luftdrucke gleich, weil beim Schlucken und Gähnen durch Öffnung der Tuba Eustachii ein Ausgleich zustande kommt. Dies gilt auch dann, wenn ein Flieger allmählich auf große Höhen, z. B. auf 5500 m, aufsteigt, wo der Luftdruck nurmehr $^1/_2$ Atmosphäre beträgt. Wenn aber das Flugzeug rasch von solchen Höhen um mehrere tausend Meter in kurzer Zeit sinkt, dann gelingt speziell bei Erkältungen, wo die Tubenschleimhaut etwas geschwollen ist, die Öffnung der Tube nicht gleich; es können recht erhebliche Druckunterschiede zwischen Außenluft und Cavum tympani die Folge sein, wobei das Trommelfell eingebuchtet wird. Gelingt die Tubenöffnung endlich, dann kann der plötzliche Druckausgleich zu obengenannten Erscheinungen, zu starken Schmerzen und zu Blutungen im Trommelfell führen.

VII. Therapie der Nausea.

Das beste Mittel zur Verhütung der Seekrankheit wäre zweifellos, Einrichtungen zu schaffen, welche die auslösenden Schiffsbewegungen bei bewegter See möglichst einschränken. In der Tat hat man bei den modernen Großschiffen (Luxusfahrzeugen) vielversprechende Versuche mit sog. „*Schlingertanks*" gemacht, die jenen Forderungen zum Teile gerecht werden. Es handelt sich um Vorrichtungen, welche imstande sind, das Rollen und Stampfen der Schiffe erheblich zu vermindern. Es wird aber wohl immer unmöglich bleiben, den Dünungsbewegungen, die ja als besonders gefürchtet bekannt sind, beizukommen.

Mit Rücksicht auf die Möglichkeit der Gewöhnung hat man (E. Darwin, O. Rosenbach, van Trotsenburg u. a.) vielfach vorgeschlagen, eine *prophylaktische Übungstherapie* vorzunehmen. Es sind verschiedene karussellartige Apparate („Krinoline", „Philatlanticum" usw.) gebaut worden, die Schaukelbewegungen nach Art der Schiffsschwankungen ermöglichen[2]. Solche Maßnahmen kommen wohl kaum in Betracht, sie sind unangenehm, zeitraubend — sie müßten ja zumindest über Wochen ausgedehnt werden — und schließlich in ihrem Erfolge äußerst unsicher[3].

So hat man sich begreiflicherweise seit jeher der *medikamentösen Therapie* zugewendet und hat damit in der Tat manchen symptomatischen Erfolg erzielen

[1] Head, H.: Med. Res. Counc. Spec. Rep. London **1919**, Nr 28. — Psychiatr. Bl. (holl.) **1922**, Nr 1, 2. Vgl. auch M. Flack, Nature **121**, 986 (1928).

[2] Neuerdings hat wieder F. Regnault [Rev. Path. comp. et Hyg. gén. **25**, 1114 (1925)] eine solche prophylaktische Gewöhnungstherapie (Reitstunden) vorgeschlagen.

[3] Seiltänzer, Luftakrobaten und ähnliche Individuen sind fast ausnahmslos immun gegen Seekrankheit (Abels, Bárány, Thoma: Berl. klin. Wschr. **1909**, 1728). Gewiß ist es wahrscheinlich, anzunehmen, daß diese Immunität durch die eigenartigen Beschäftigungen ihres Berufes bedingt ist. Doch wolle man bedenken, daß allem Anscheine nach von vornherein eben nur jene Leute sich solchen Berufen zuwenden, die eine entsprechende körperliche Eignung dazu besitzen, sie müssen schwindelfrei sein usw. Ganz sicher ist darum wohl obige Schlußfolgerung nicht.

können. Verhindern konnte man die Seekrankheit aber durch Medikamente bisher nicht, was Grund genug für den herrschenden Skeptizismus abgibt. Die Zahl der angepriesenen Arzneimittel ist übergroß. Sie lassen sich nach zwei Gesichtspunkten einteilen: die einen sind zentral nervös angreifende Sedativa, Hypnotica, Narkotica (z. B. Bromsalze, Morphium, Veronalderivate, Chlorethon usw.), die anderen speziell peripher parasympathisch lähmende Mittel (Atropin und Derivate[1]). Es ist begreiflich, daß ein voller Erfolg mit solchen Pharmaka nicht zu erreichen ist.

Eine rationelle medikamentöse Therapie der Seekrankheit wäre offenbar durch Arzneimittel zu erwarten, welche nicht nur peripher lähmend auf das vegetative Nervensystem einwirken, sondern die auch eine günstige Beeinflussung der nervösen vegetativen Zentren ermöglichen. Eine gleichzeitige Abschwächung der psychischen Komponenten (des Schwindels usw.) würde sich dabei vielleicht vorteilhaft erweisen.

Es scheint nun, daß STARKENSTEIN[2] auf Grund von Überlegungen über die Wirksamkeit einer kombinierten Arzneitherapie ein brauchbares Mittel, das genannten Anforderungen weitgehend entspricht, gefunden hat. Es handelt sich um eine Kombination von camphersaurem l-Scopolamin und l-Hyoscyamin im Verhältnis 1 : 4 bzw. 3 : 7[3]. Mit der obengenannten experimentellen Rotationsprobe wurde dieses Mittel an ca. 60 Personen von M. H. FISCHER[4] untersucht; über die Resultate gibt die Tabelle auf der nächsten Seite eine Übersicht.

Der Erfolg dieses Mittels ist in den allermeisten Fällen geradezu erstaunlich. Gerade die bedrohlichen, unangenehmen vegetativen Erscheinungen werden fast ausnahmslos coupiert[5]; auch die vestibuläre Reflexerregbarkeit wird vermindert. Der Schwindel wird relativ wenig beeinflußt, verliert aber das Beängstigende und wird geradezu oft als etwas Belustigendes empfunden. Es ist bemerkenswert, daß die Komponenten Scopolamin und Hyoscyamin, allein gegeben, sich als sehr wenig wirksam erwiesen haben. Der besondere Wert dieses Mittels liegt also offenbar in der Arzneikombination[6].

Von anderen Präparaten, die gegen Nausea empfohlen worden sind, seien genannt: „Nautisan" (im Wesen aus Chloreton bestehend), „Navigan" (ein Tropasäurederivat), „Thalassan" (eine Kombination von Acid. diallyl. barb. mit Extr. nuc. vom. und Extr. bellad.)[7]. Dem Nautisan ist eine gewisse elektive Wirkung auf die vegetativen Zentren zuzugestehen: es mildert in vielen Fällen die Nausea, kann sie aber meist nicht verhindern (M. H. FISCHER nach Drehstuhluntersuchungen). Der Schwindel erfährt eine erhebliche Verminderung (zentrale narkotische Wirkung). Über die anderen Präparate kann ein näher begründetes Urteil nicht abgegeben werden.

Eine ganz eigenartige Behandlung propagiert F. DAMMERT[8]. Zwei Präparate „Pronauta I und II", die nach DAMMERT Nebennierenhormon, Hypophysenhormon und Belladonnaalkaloide enthalten, werden unter Druck trocken zer-

---

[1] Daneben sind Stomachica, Antemetica aller Art u. dgl. verwendet worden.

[2] STARKENSTEIN, E.: Med. Klin. **23**, Nr 39/40, Nr 50 (1927).

[3] Dieses Mittel wird von der Fa. Schering-Kahlbaum, Berlin unter dem Namen „*Vasano*" in den Handel gebracht.

[4] FISCHER, M. H.: Z. exper. Med. **61**, 608 (1928) — Med. Klin. **23**, Nr 50 (1927) — Klin. Wschr. **7**, 1079 (1928).

[5] Auf See hat sich dieses Mittel gleichfalls in ausgezeichneter Weise bewährt. Vgl. H. E. KERSTEN: Münch. med. Wschr. **1927**, Nr 37, 1590. — HASCHEM, ebenda **1927**, 811.

[6] Es ist interessant, daß das bekannte englische Geheimpräparat (Mothersills Seasick Remedy) u. a. auch Scopolamin enthält [DANNENBERG, H.: Z. Ohrenheilk. **22**, 132 (1928)].

[7] Vgl. dazu O. BRUNS: Münch. med. Wschr. **1926**, Nr 24, 977. — BRUNS, O. u. E. HÖRNICKE: Ebenda **1928**, 167.

[8] DAMMERT, F.: Münch. med. Wschr. **1928**, 566.

stäubt. Der dichte „Trockennebel" wird nun 5 Minuten lang eingeatmet. Auf diese Weise könne in 88,34% mit vollem Erfolge die Seekrankheit verhindert werden. Man wird wohl gut tun, weitere Erfahrungen mit dieser Behandlungsmethode abzuwarten.

An neueren Berichten über Versuche zur Bekämpfung der Nausea mit verschiedenen Arzneimitteln bzw. Arzneikombinationen (Dormalginzäpfchen und Noctal, Atropin-Adrenalin-Hypophysin usw.) seien noch genannt die Mitteilungen von Schwarze[1], Trocello[2] und Telmann[3].

Den vielfach erörterten *psychischen* oder *suggestiven prophylaktischen Maßnahmen* gegen die Seekrankheit darf keine bestimmende Bedeutung beigelegt werden. Nach allgemeinen Erfahrungen kann dadurch die Nausea gelegentlich hinausgeschoben, nicht aber aufgehoben werden.

Symptome nach der Rotation in Prozentzahlen nach vorausgegangener Einnahme von „Vasano".

	„Schwindel"	Abweichreaktion	Umfallen	Gefäßreaktion	Schweißsekretion	Hitzegefühl	Magendruck	Übelkeit	Speichelsekretion	Aufstoßen, Gähnen, Singultus	Schlappheit
+++	30	5	5	Ø	Ø	Ø	Ø	Ø	Ø	Ø	Ø
	(−10)[4]	(−6)	(−25)	(−49)	(−23)	(−20)	(−29)	(−15)	(−7)	(−5)	(−5)
++	30	23	25	2	Ø	Ø	2	2	Ø	Ø	Ø
	(Ø)	(−17)	(−1)	(−20)	(−29)	(−30)	−(10)	(−13)	(−10)	(−7)	(−20)
+	40	67	45	17	Ø	2	5	2	Ø	2	2
	(+10)	(+18)	(−1)	(−7)	(−41)	(−40)	(−15)	(−13)	(−23)	(−5)	(−18)
Ø	Ø	5	25	61	100	98	93	96	100	98	98
	(Ø)	(+5)	(+25)	(+56)	(+93)	(+88)	(+54)	(+41)	(+40)	(+17)	(+43)

Veränderung von Pulsfrequenz, Blutdruck und Atemfrequenz knapp nach der Rotation nach vorausgegangener Einnahme von „Vasano".

	Pulsfrequenz			Blutdruck			Atmung		
Zunahme	17%	>10	2%	10%	10	7%	52%	2−4	32%
		5−10	7%		5	3%		1−2	20%
	(−23)	< 5	8%	(−45)	—	—	(−6)	—	—
Abnahme	60%	>20	2%	10%	30	1%	18%	>4	5%
		10−20	8%		10	2%		1−4	13%
	(+14)	<10	50%	(−2)	5	7%	(+6)	—	—
Ø	23%	—	—	80%	—	—	30%	—	—
	(+9)	—	—	(+47)	—	—	(+Ø)	—	—

Rotationszahlen	
20	3%
15	52%
10	43%
!	2%

[1] Schwarze: Fortschr. Ther. **2**, 789 (1926).
[2] Trocello, E.: Ann. Med. nav. e colon. **1**, 269 (1926).
[3] Telmann: Fortschr. Ther. **4**, 42 (1928).
[4] Die eingeklammerten Zahlen bedeuten die relative Abnahme (−) bzw. Zunahme (+) in Prozenten gegenüber der Kontrollprobe (vgl. Tabelle S. 503 u. 504).

Physiologie der körperlichen Arbeit I
(J. II.).

Arbeitsphysiologie.

Von

Ernst Simonson

Frankfurt a. M.

Mit 36 Abbildungen.

Zusammenfassende Darstellungen.

Atzler: Körper und Arbeit (Handb. d. Arbeitsphysiol.). Leipzig 1927: Arbeitsphysiologische Rationalisierung. — Beihefte z. Zbl. Gewerbehyg. 1926/28, Nr 7, 9, 12. — Collis u. Greenwood: The Health of the Industrial Worker. London 1926. — Dublin: Health and Wealth. New York 1927. — Durig: Handb. d. Arbeitsphysiol. Leipzig 1927: Theorie der Ermüdung; Ermüdung im praktischen Betrieb. – Ermanski: Theorie und Praxis der Rationalisierung. Wien-Berlin 1928. — Griesbach: Handb. d. hygien. Untersuchungsmethoden 3, 352 (1928) (Erregung, Ermüdung und Methoden zum Nachweis derselben bei körperlicher Betätigung). — Lehmann, G.: Handb. d. Arbeitsphysiol. Leipzig 1927: Physiologische Eignungsauswahl. — Wiener Kammer für Arbeiter u. Angestellte: Rationalisierung, Arbeitswissenschaft und Arbeiterschutz. Wien 1927.

I. Einleitung.

Aufgaben, Bedeutung und Methoden der Arbeitsphysiologie.

Als allgemeinste Aufgabe der Arbeitsphysiologie kann wohl die Steigerung des Realwertes des Menschen im nationalökonomischen Sinne angesehen werden. Diese Aufgabe teilt die Arbeitsphysiologie mit den Grenzgebieten: Betriebswissenschaft, Maschinentechnik, Nationalökonomie; jedoch wird bei der Arbeitsphysiologie der menschliche Faktor vorangestellt. Der Grundgedanke der Definition des Realwertes, daß nämlich das Einkommen einer Bevölkerung als Maßstab des staatswirtschaftlichen Wertes ihres Lebens anzusehen sei, und daß speziell die Summe des aus der Arbeit fließenden Einkommens den durchschnittlichen Kapitalwert der lediglich auf ihr Einkommen angewiesenen Personen bezeichne, wurde bereits von Petty und von Körner (1802) gefaßt[1]. Bei einer derartigen Betrachtung wird die Dauer des menschlichen Lebens in eine Ertragsperiode (mittleres Lebensalter) und eine Verbrauchsperiode (Jugend und Alter) eingeteilt; d. h. der Mensch hat während seiner Erwerbsfähigkeit auch die Kosten seiner Erziehung und seiner eventuellen Altersversorgung zu tragen.

Bei einer Berechnung des Realwertes des Menschen sind demnach Kostenwert und Ertragswert zu unterscheiden, und der durchschnittliche Ertragswert muß, wenn ein Staat existenzfähig sein soll, den durchschnittlichen Kostenwert übertreffen. Die Einkommensquellen eines Volkes bestehen aus Grundrente, Kapitalrente und Arbeitsrente. Das wichtigste hiervon ist die Arbeitsrente,

[1] Zitiert nach Engel.

von der etwa 98% der Gesamtbevölkerung leben. Zur Berechnung des Realwertes verdient demnach allein die Arbeitsrente Berücksichtigung. Es ist das Verdienst von Engel[1], derartige Berechnungen in sorgfältigster Weise durchgeführt zu haben; die Hauptfrage lautet dabei: wie groß muß das auf die Gegenwart diskontierte Kapital sein, um für die Erwerbsdauer das jährliche Einkommen bei dem üblichen Zinsfuß zu gewähren. Bei den von Engel 1881 in Preußen vorgefundenen Verhältnissen mit einem Zinsfuß von 4%, einer durchschnittlichen Erwerbsdauer von 30 Jahren und einem Durchschnittseinkommen von 878,8 M. jährlich (bei den in Frage kommenden Bevölkerungsklassen) berechnet Engel auf jeden einzelnen Bewohner ein Kapital von 5232.— M. und bei 26 Millionen auf den gleichen Stufen stehenden Bewohnern einen Wert von 136 Milliarden Mark, also ein Vielfaches des in Sachwerten festgelegten Nationalvermögens.

Die Verhältnisse haben sich seither in vieler Beziehung geändert; die Kaufkraft des Geldes ist gesunken, der Zinsfuß in Deutschland gestiegen (in Amerika dagegen gefallen), Faktoren, die im Sinne einer Verminderung des staatswirtschaftlichen Wertes des Menschen wirken; andererseits sind die Löhne und die durchschnittliche Erwerbsdauer beträchtlich gestiegen — alles in allem dürften die letztgenannten Faktoren überwiegen. Dublin[2] berechnet jetzt für U. S. A. folgende Realwerte: Bei einer Einkommenklasse von 2500 Dollar jährlich, was dem Durchschnittseinkommen der amerikanischen Bevölkerung (60 Millionen Männer) entspricht, beträgt bei einer Verzinsung von 3,5% der Gegenwartswert der zukünftigen Einnahmen eines Mannes von 18 Jahren über 41000.— $, der zukünftigen Ausgaben weniger als 13000.—, so daß der staatswirtschaftliche Wert eines 18jährigen Mannes etwa 29000 Dollar beträgt.

Folgende Tabelle gibt den Realwert in verschiedenen Lebensaltern an:

Alter	Dollar
Bei der Geburt	9333
5 Jahre	14156
15 „	25341
18 „	29000
25 „	32000
50 „	17510
60 „	8500
70 „	negativ

Den Gesamtrealwert der 60 Millionen Männer hinsichtlich des durchschnittlichen Lebensalters berechnet Dublin zu 1 Billion, den der Frauen zu mindestens $^1/_2$ Billion Dollar, so daß der Gesamtwert der amerikanischen Bevölkerung $1^1/_2$ Billionen Dollar, d. h. das Fünffache des sonstigen Nationalvermögens, das zu 321 Milliarden Dollar veranschlagt wird, beträgt. Dublin nimmt an, daß, wie in Amerika, auch in den meisten anderen Ländern das „lebendige" Nationalvermögen das tote um ein Fünffaches übertrifft. Auf die Einzelheiten der sehr spezifizierten Berechnungen von Engel können wir an dieser Stelle nicht eingehen. Es soll nur gezeigt werden, wie große materielle Werte das Gebiet der Arbeitsphysiologie — von den ideellen ganz abgesehen — tangiert. Die Arbeitsphysiologie kann bei der Gestaltung des Ertragswertes in zweifacher Weise eingreifen: Jedes Arbeitseinkommen beruht auf Arbeitsfähigkeit, die mit dem Alter gesetzmäßig abnimmt. Es wird später gezeigt, daß die Abnahme der Arbeitsfähigkeit und damit des Einkommens in vielen Fällen vom Arbeitsprozeß selbst abhängt. Gelingt es, die Arbeitsfähigkeit auf ihrer Höhe längere Zeit zu erhalten durch entsprechende Umgestaltung der industriellen Betriebsführung nach arbeitsphysiologischen Gesichtspunkten, so können hierdurch zweifellos große Werte an Volksvermögen gewonnen werden. Dublin beziffert den jährlichen Verlust durch Krankheit auf $2^1/_4$ Milliarden Dollar. Sehr lehrreich ist in dieser Beziehung auch eine kurze Überschlagsrechnung von Ascher (persönliche Mitteilung): Mit dem 35. Jahr setzt vielfach ein Leistungsabfall ein. In Deutschland stehen mindestens

[1] Engel: Der Wert des Menschen. Berlin 1883.
[2] Dublin: Health and Wealth. New York: Metrop. Life Insur. Comp. 1927.

10 Millionen über dem 35. Lebensjahr. Beträgt die durch Abnutzung entstehende Lohndifferenz pro Kopf nur 200.— M., so können durch Erhaltung der vollen Erwerbsfähigkeit jährlich mindestens 2 Milliarden Mark gewonnen werden.

Ferner ist es möglich, den Ertragswert der menschlichen Arbeit selbst bedeutend zu steigern; bahnbrechend in dieser Hinsicht waren vor allem die Untersuchungen der Begründer der wissenschaftlichen Betriebsführung TAYLOR[1] und GILBRETH[2], die durch bessere Ausnutzung der menschlichen Arbeitskraft die Produktion bedeutend steigern konnten. Allerdings betrachteten TAYLOR und GILBRETH den Menschen lediglich vom Standpunkt des Unternehmers, eben zum Zwecke der besten Ausnutzung der in Amerika sehr teuren menschlichen Arbeitskraft. Es scheint sehr wahrscheinlich, daß in vielen Fällen ein Raubbau vorliegt, daß die momentane Produktionssteigerung auf Kosten der gesamten Erwerbsperiode geht. Eben dies zu verhüten ist eine der Hauptaufgaben der Arbeitsphysiologie: Bei einer nach arbeitsphysiologischen Gesichtspunkten vorgenommenenen Rationalisierung soll neben der technischen Produktionssteigerung auch die Gesundheit des Arbeiters geschont werden. Dabei würde es arbeitsphysiologisch und damit auch volkswirtschaftlich bereits einen Vorteil bedeuten, wenn bei gleicher Produktionsleistung der Kraftverbrauch herabgesetzt wird.

Im Anschluß an die Zusammenstellung der Hauptaufgaben sollen nun kurz zusammenfassend die *Wege* besprochen werden, die der Arbeitsphysiologie zur Erreichung ihrer Ziele zur Verfügung stehen und von ihr entwickelt werden.

COLLIS und GREENWOOD[3] stellten folgende, sehr brauchbare Übersichtstabelle auf, die wir in einigen Punkten ergänzt haben.

Tabelle 1.

Beitragende Einflüsse	Untersuchungsgegenstand	Mittel zur Messung
Außerhalb der Arbeitszeit: 1. Häusliches Leben 2. Verkehrsmittel 3. Erholung und persönliche Gewohnheiten Während der Arbeitszeit: 4. Arbeitsstunden 5. Arbeitsbedingungen 6. Arbeitsmethoden	Industrielle Tätigkeit und Ermüdung	Direkte Methoden (Persönliche Proben) 1. für schwere 2. für leichte körperliche Arbeit Indirekte Methoden 1. Arbeitsergebnis 2. Verlorene Zeit 3. Verbrauch an Arbeitern 4. Unfälle 5. Krankheits- und 6. Todesstatistiken

Es bedarf keines Hinweises, daß die „direkten" Methoden die wertvolleren sind und darum die Hauptmethode der Arbeitsphysiologie darstellen, weil sie Schlüsse auf den einzelnen Arbeiter zulassen.

Die Überlegenheit der direkten über die indirekten Methoden liegt vor allem darin, daß bei ihrer Anwendung Schäden frühzeitig erkennbar und abwendbar sind, während bei den mehr indirekten Methoden, hauptsächlich bei Krankheits- und Todesstatistiken, die von vornherein mit großen Fehlerquellen arbeiten, Schäden erst nach längeren Zeiträumen aufgedeckt werden können, so daß eine Änderung der Arbeitsbedingungen für viele zu spät kommt.

[1] TAYLOR: Princip. of Scientif. Management. New York 1911.

[2] GILBRETH: Fatigue study. New York 1919. — Übersetzungen von ROSS: ABC der wissenschaftl. Betriebsführung. Berlin 1917 — Bewegungsstudien. Berlin: Julius Springer 1921.

[3] COLLIS u. GREENWOOD: The Health of the Industrial Worker. London 1926.

Die Anwendungsmöglichkeit von direkten Methoden hängt ab von ihrer Zuverlässigkeit und technischen Anwendbarkeit.

Je nach Art der industriellen Beschäftigung müssen naturgemäß die Methoden der arbeitsphysiologischen Forschung sich unterscheiden. Im allgemeinen teilt man die industrielle Arbeit je nach dem Anteil grobkörperlicher Anstrengung in schwere, mittlere und leichte Arbeit ein. Während die Anstrengung bei schwerer und mittlerer Arbeit mit Hilfe von Respirationsversuchen in exakter und zuverlässiger Weise festgestellt werden kann, besitzen wir noch keine gleich geeignete Methode zur Erforschung des Einflusses leichter Arbeit. Zweifellos besteht hier noch eine sehr schwerwiegende Lücke, denn die industrielle Entwicklung läuft gerade auf Ausschaltung der schweren körperlichen Arbeit hinaus. Doch gibt es auch jetzt noch, und voraussichtlich auch für längere Zeit, eine große Anzahl schwerer Arbeitselemente, die demnach vorläufig die Domäne der arbeitsphysiologischen Forschung darstellen. Zur physiologischen Rationalisierung leichter Arbeit sind wir demnach vorerst hauptsächlich auf die „indirekten" Methoden angewiesen (in erster Linie Leistungskontrollen), die auch vielfach mit großem Erfolg vom englischen „Industrial Fatigue Research Board", dem als Physiologen Cathcart, Sherrington, Vernon, Wyatt u. a. angehören, benutzt wurden. Der Vorteil derartiger Methoden liegt darin, daß sie oft ohne Wissen des Arbeiters anwendbar sind und deshalb nicht in positiver oder negativer Weise verfälscht werden. Allerdings sind meist umfangreiche Beobachtungen nötig, und die Ergebnisse sind nur als Durschnittsmasse richtig und anwendbar.

Wie Durig[1] in seinem schönen Übersichtsreferat hervorhebt, ist allerdings das Nachlassen der Leistung durchaus kein zuverlässiges Ermüdungskriterium, da *beginnende* Ermüdung durch verstärkte Willensimpulse ausgeglichen werden kann. Doch wird man in vielen Fällen positive Schlüsse ziehen können, wenn z. B., um einen der häufigsten Fälle zu erwähnen, bei Verkürzung der Arbeitszeit fast stets die absolute Produktion ansteigt; zum mindesten erscheint es doch sehr wahrscheinlich, daß ein 8stündiger Arbeitstag auch gesundheitlich günstiger als ein 10stündiger ist; den Ausschlag müßten dann Krankheits- und Sterblichkeitsstatistiken bringen, die allerdings ein großes Material und längere Zeiträume voraussetzen. Ob *dauernde* Ermüdung allerdings für längere Zeit durch Willensimpulse kompensiert werden kann, muß fraglich erscheinen. Natürlich sind auch die indirekten Methoden mit Vorteil bei schwererer körperlicher Arbeit verwandt worden; vor allem, wenn es sich um orientierende Versuche handelt. Jedoch besitzen wir hier, wie oben erwähnt, bereits wertvolle direkte Methoden.

Es bedarf schließlich noch einer Spezifizierung der „direkten" Methoden. Atzler unterteilt hier folgendermaßen: Eigentliche arbeitsphysiologische Rationalisierung, physiologische Eignungsauswahl, Bekämpfung der Ermüdung. Da arbeitsphysiologische Rationalisierung und Eignungsauswahl bereits einer indirekten Ermüdungsbekämpfung gleichkommen, so seien als direkte Ermüdungsbekämpfung nur solche Methoden zusammengefaßt, die eine beginnende Ermüdung festzustellen erlauben. Während wir bei schwerer körperlicher Arbeit, d. h. vorwiegend muskulärer Ermüdung, über die recht zuverlässige Methode der Respirationsversuche verfügen, besitzen wir — wie schon Durig 1927 hervorhebt, und leider hat sich bisher hierin nichts geändert — keine zuverlässigen Methoden, um mit Sicherheit beginnende Ermüdung bei leichterer Arbeit (d. h. vorwiegend zentral-nervöse Ermüdung) festzustellen. Wir sind hier nur — abgesehen von der psychotechnischen Forschung — auf die von Taylor und Gilbreth inaugurierten Bewegungsstudien angewiesen, die oft manche wertvollen Hinweise

[1] Durig (Atzler): Körper und Arbeit; Theorie der Ermüdung. Leipzig 1927.

geben, aber zweifellos, wie hervorgehoben, den Beginn der Ermüdung nicht erkennen lassen. Zur Bewertung der Ermüdungsmessung muß allerdings auch mit Durig betont werden, daß es oft weniger wichtig ist, ob Ermüdung eintritt, als vielmehr: ob sie innerhalb der zur Verfügung stehenden Erholungszeit ausgleichbar ist. Die Gefahr bei der industriellen Beschäftigung besteht ja in der sehr allmählichen Abnutzung bei fortgesetzter Dauerbeanspruchung.

Es sollen von den hier angedeuteten Methoden nur diejenigen zur näheren Darstellung gelangen, die irgendwie eindeutige positive Resultate gezeitigt haben; bezüglich der anderen, überaus zahlreichen Versuche, irgend welche physiologische oder psychologische Funktionen zur Rationalisierung industrieller Arbeit heranzuziehen, sei auf die Darstellung von Durig[1] hingewiesen. Auch die Physiologie körperlicher Arbeit wird in diesem Abschnitt nur soweit berührt, wie sie für die behandelte praktische Arbeitsrationalisierung von Belang ist; soweit sich aus den arbeitsphysiologischen Forschungen allgemeinere Gesichtspunkte für die Physiologie körperlicher Arbeit ergeben haben, sind sie bereits in den anderen Abschnitten dieses Beitrages erwähnt.

II. Technische Rationalisierung.

Die Arbeitsphysiologie als praktisch gerichtete Wissenschaft muß vertraut sein mit der technischen industriellen Entwicklung und den sich hieraus ergebenden Problemen, wenn ihre Anwendung erfolgreich sein soll. Besteht doch sonst die Gefahr, daß Arbeitselemente zur Untersuchung gelangen, die nur ein mehr historisches Interesse vom Standpunkt des Ingenieurs darstellen. Ein enges Zusammenarbeiten mit Ingenieuren ist daher Vorausbedingung.

Es kann an dieser Stelle auf die technische Rationalisierung natürlich nur in groben Zügen eingegangen werden, eben soweit es für das Verständnis arbeitsphysiologischer Probleme von Bedeutung erscheint. Im übrigen sei auf die kürzlich erschienene Zusammenfassung von Ermanski[2], in der sich weitere Literaturangaben finden, verwiesen sowie auf die von der Wiener Kammer für Arbeiter und Angestellte herausgegebene Zusammenstellung „Rationalisierung, Arbeitswissenschaft und Arbeitsschutz“ Wien 1927.

Die technische Rationalisierung setzt mit Ende des 18. Jahrhunderts, mit der Nutzbarmachung des Dampfes ein. Sie läuft hinaus auf Ersatz der menschlichen Körperkraft durch maschinelle Krafterzeugung, ein Prozeß, der das ganze 19. Jahrhundert andauert und auch jetzt noch nicht abgeschlossen ist. Es ergibt sich hieraus an Stelle der bis Ende des 18. Jahrhunderts vorwiegenden Handwerker (Heim-)-Arbeit eine Zusammenfassung von größeren Menschenmengen in größeren Arbeitsräumen (Fabriken) und Zerteilung der Arbeitsvorgänge. Das Bestreben, die menschliche Arbeitskraft nach Möglichkeit auszunutzen (16stündiger Arbeitstag), besonders die Ausnutzung von Kindern, führt schon früh zu gesundheitlichen Schädigungen, die eine gesetzliche Arbeitsregelung hervorrufen (in England das erste Gesetz betr. Verbot der Kinderarbeit bereits 1802). Die gesundheitlichen Schädigungen müssen sehr schwere gewesen sein, da ja kein statistisches Vergleichsmaterial vorlag und die gesetzlichen Entscheidungen auf den sicher sehr manifesten Unterschieden der körperlichen Verfassung getroffen wurden. In Preußen war es 1830 der Kriegsminister General von Horn, der ein Verbot der Kinderarbeit durchsetzte, weil der militärische Nachwuchs, besonders im industriellen Rheinland, mangelhaft war. Man war das ganze 19. Jahrhundert von der These durchdrungen, die am klarsten in einem

[1] Durig: Körper und Arbeit; Ermüdung im praktischen Betrieb. Leipzig 1927.
[2] Ermanski: Theorie und Praxis der Rationalisierung. Wien-Berlin 1928.

Satz der Manchester-Schule der Nationalökonomen in der Mitte des 19. Jahrhunderts zum Ausdruck kommt: „daß in der letzten Arbeitsstunde — ohne Rücksicht auf die Zahl der vorhergehenden — die Gewinne gemacht werden", ein Satz, dessen Unrichtigkeit aus den neueren und letzten Forschungen, auf die noch zurückzukommen sein wird, bewiesen wurde. Natürlich mußte eine derartige Vorstellung zu einer übermäßigen Beanspruchung des Arbeiters führen.

Bei der zunehmenden Einführung und Vervollkommnung der Maschinen können wir 2 Faktoren unterscheiden, die die Gesundheit der Arbeiter in gegensinniger Weise zu beeinflussen imstande sind. Der Ersatz der menschlichen Körperkraft durch maschinelle Krafterzeugung wirkt ersparend, die zunehmende Intensivierung der Arbeit erhöhend auf den Kraftverbrauch des Arbeiters. Es besteht also die Gefahr, daß durch die Beschleunigung des Arbeitsprozesses die Kraftersparnis mehr als ausgeglichen wird. Am besten zeigt vielleicht folgendes Beispiel aus der Textilindustrie den Gang des technischen Fortschrittes, wobei wir uns an die Angaben von Ermanski halten: Während noch vor kurzem einem Weber die Bedienung von 6—8 Webstühlen oblag, ist mit der Einführung der Northrop-Webstühle mit automatischem Spulenwechsel die Zahl der zu bedienenden Webstühle auf zwanzig, in einigen Fabriken sogar auf 30—40 angestiegen, wobei die Arbeit in der Hauptsache in der Auffüllung der Spulentrommeln und dem Wiederanknüpfen der gerissenen Garnsträhne besteht. Die technische Produktionssteigerung ist in derartigen Fällen eine enorme, ob jedoch die Anstrengung des Arbeiters vermehrt oder vermindert wird oder auch gleichbleibt, dürfte von Fall zu Fall zu unterscheiden sein. Eine Verallgemeinerung des Einflusses von Ersatz von Körperkraft durch Maschinen von den bei einem Arbeitselement gefundenen Verhältnissen auf andere ist sicherlich unstatthaft, vielmehr bedarf jeder einzelne Fall einer eigenen Untersuchung. Durig kommt zu dem Schlusse, daß durch die Einführung oder Vervollkommnung von Maschinen sich die Beanspruchung des Arbeiters wenig ändere, daß also Vorteile und Nachteile sich im allgemeinen ausgleichen. Es wird hierauf an Hand neuerer Untersuchungen noch zurückzukommen sein (s. S. 554).

Ein anderes Mittel in der Produktionssteigerung bestand in der Einführung von Lohnsystemen, die den Arbeiter an einer möglichst hohen Tagesleistung interessierten (Prämiensysteme, Stücklöhne). Das Akkordlohnsystem hat sich auch in fast allen großen Betrieben allgemein durchgesetzt. Bei der Rationalisierung industrieller Arbeitsformen unterscheidet demnach das Fatigue Research Board zwischen Arbeitsformen, bei denen der Arbeiter Einfluß auf die Produktionsgeschwindigkeit hat, und solchen, bei denen die Arbeitsintensität lediglich von der Maschine oder dem technischen Produktionsprozeß diktiert wird. (Es sei vorausgenommen, daß die Einführung der Fließarbeit eine allgemeine Umwandlung in den letzten Arbeitstyp darstellt und demnach auch meist eine Umwandlung von Stück- in Zeitlöhne mit sich bringt.)

Einen neuen Impuls in allerletzter Zeit erhielt die technische Rationalisierung durch Einführung der Fließarbeit. Es handelt sich hierbei lediglich um eine verbesserte Arbeitsorganisation, d. h. bei gleicher Güte und Vollkommenheit der Maschinen wird die Produktion eines Werkes um ein Vielfaches erhöht. Als Fließarbeit bezeichnen wir mit Mäckbach-Kienzle eine „örtlich fortschreitende, zeitlich bestimmte, lückenlose Folge von Arbeitsvorgängen[1]".

Obwohl schon in den amerikanischen Großschlächtereien in Chikago die Fließarbeit seit einigen Jahrzehnten eingeführt war, ist die Anwendung zur allgemeinen Durchführung doch erst eine Folge des Krieges, der durch den Zwang zu intensivster Produktion von Kriegsmaterial eine durchgreifende Rationalisierung der Produktionsmethoden mit sich

[1] Mäckbach-Kienzle: Fließarbeit. Berlin 1926.

brachte. Bei der Einführung der Fließarbeit wurde vor allem FORD[1] mit seiner Organisation führend, so daß das System der Fließarbeit auch als Fordismus bezeichnet wird.

Bis zur Einführung von Fließarbeit waren die großen Betriebe auf Serienproduktion eingestellt; dies bedingte die *Werkstättenstruktur* der Fabriken. In den einzelnen Räumen standen nur gleichartige Maschinen, so daß also Fräserei, Dreherei, Montage usw. räumlich getrennt waren. Dies bedingte komplizierte Transportwege der Arbeitsstücke sowohl von einer Werkstätte in die andere, wie auch innerhalb der einzelnen Werkstätte selbst. In den Werkstätten entstanden dabei große Stapelvorräte an halbfertigem Material. Bei der „fließenden Fertigung" werden dagegen in einem Raume verschiedenartige Maschinen aufgestellt in der Reihenfolge, wie sie dem Produktionsgang entsprechen. Die Transportwege und die Stapellager werden hierbei auf ein Minimum reduziert; der mit einer derartigen Organisation erzielte Raum- und Zeitgewinn — der Umschlag des in der Produktion festgelegten Kapitals wird um ein Vielfaches beschleunigt — ermöglicht eine bedeutende Verbilligung der Fertigprodukte. Durch die Vereinfachung der Transportwege ergibt sich die Möglichkeit zur restlosen Mechanisierung des Transportes. Bei leichten Stücken, wenn die Arbeitsplätze nahe beieinander liegen, kommt allerdings eine Mechanisierung nicht in Frage, denn hier ist in weitem Umfange ein Weitergeben von Hand zu Hand möglich. Bei schwereren Stücken und größeren Entfernungen finden Gleitbahnen, Rollenbahnen, Elektrokarren, Wagen auf Schienen, die von Arbeitsplatz zu Arbeitsplatz geschoben werden, oder endlich, als vollkommenste Mechanisierung, laufende Bänder Verwendung[2].

Hierbei ist es arbeitsphysiologisch und -psychologisch von Bedeutung, ob der Arbeiter nach seinem Willen das Arbeitsstück von der Bahn herunternimmt und es nach Fertigstellung der Operation wieder auf das Band legt, oder ob das Arbeitsstück auf der Bahn bleibt, so daß die Zeit für die Operation durch die Bahngeschwindigkeit festgelegt ist (KÖTTGEN[3]).

Ferner kann unterschieden werden zwischen kontinuierlicher und ruckweiser Förderung. Gewöhnlich finden sich in Betrieben mit Fließarbeit alle genannten Möglichkeiten der Transportmechanisierung ganz entsprechend der Art der Arbeitsstücke neben- und durcheinander.

Natürlich gehen praktisch Einführung der Fließarbeit und maschinelle Vervollkommnung Hand in Hand; der Unternehmer, der sich zur völligen Umorganisation seines Betriebes entschließt, ist geneigt, nach Möglichkeit alte Werkzeugmaschinen durch neue, vervollkommnete zu ersetzen, zumal die Fließarbeit die Konstruktion sehr spezialisierter Maschinen rentabel macht.

Die Einführung der Fließarbeit war nur möglich als Folge der grundlegenden Untersuchungen von TAYLOR und GILBRETH[4]. Die Fließarbeit beruht ja auf genauester Kenntnis und Analyse der Einzeloperationen eines Arbeitsvorganges, und TAYLOR führte als erster derartige Analysen in großem Umfange durch mit dem Zwecke, die Einzeloperationen nach Möglichkeit zu vereinfachen und abzukürzen. Sein an sich zweckmäßiges Verfahren geriet dadurch in Mißkredit, daß er seine Normen auf Grund von Versuchen mit ausgesucht tüchtigen Arbeitern aufstellte, so daß eine derartig ermittelte Leistungsforderung für den Durchschnittsarbeiter trotz der von TAYLOR gemachten Abschläge unerfüllbar blieb. In den amerikanischen Staatsbetrieben ist demnach auch auf Grund eines Gutachtens von HOXIE der strenge Taylorismus abgeschafft worden. TAYLOR ermittelte mit einer Stoppuhr den Zeitaufwand bei den verschiedenen Operationen

---

[1] FORD: Mein Leben und Werk. Deutsch von THESING. Leipzig: List.
[2] Rationalisierung, Arbeitswissenschaft und Arbeiterschutz. Zitiert auf S. 519.
[3] KÖTTGEN: Fließarbeit. Beiheft 12 z. Zbl. Gewerbehyg. **1928**.
[4] TAYLOR u. GILBRETH: Zitiert auf S. 521.

eines Arbeitsvorganges und suchte durch zweckmäßigere Gestaltung desselben die Zeitdauer zu verkürzen, wobei er aber auch Erholungspausen systematisch berücksichtigte. Nach seinem Beispiel sind in überaus zahlreichen Fabriken derartige Zeitstudien vorgenommen und auf Grund deren Leistungsnormen geschaffen worden (vgl. Refa).

In folgender, der Darstellung von Ermanski entnommener Tabelle soll ein Beispiel einer derartigen Zeitstudie gegeben werden:

Tabelle 2.

Lfd. Nr.	Elemente der Operation	Zeitdauer in Minuten			
		1	2	3	4
1	Arbeitsgegenstand zubringen	0,11	0,19	0,20	0,14
2	Futter einsetzen	0,08	0,07	0,12	0,06
3	Befestigen	0,17	0,31	0,15	0,24
4	Zentrieren	0,68	0,84	0,72	0,91
5	Drehbank einschalten	0,09	0,07	0,11	0,14
9	Arbeitsgegenstand abnehmen	0,34	0,30	0,42	0,27
10	Arbeitsgegenstand fortlegen	0,26	0,30	0,23	0,29
	Insgesamt pro Stück	4,71	5,24	6,03	5,81

Wir sehen, daß für die einzelnen Operationen die 4 verschiedenen Arbeiter verschiedene Zeiten benötigen. Es ist nun die Aufgabe des geschulten Arbeitsphysiologen zu untersuchen, worauf im Einzelfalle die Beschleunigung bzw. Verlangsamung des Arbeitsprozesses beruht. Es wird auf diese Weise versucht, die Zeit für die einzelnen Operationen möglichst herabzusetzen, indem für jede Einzeloperation das Beispiel des schnellsten Arbeiters erstrebt wird, wovon man dann gewisse Abzüge zugunsten eines erreichbaren Mittelwertes macht. Die Gefahr einer derartigen Rationalisierungsmethode liegt auf der Hand. Es werden hier vor allem die zeitraubenden Arbeitselemente beseitigt *ohne Rücksicht auf die Beanspruchung des Arbeiters.* In allen Fällen, in denen die langwierigen Arbeitselemente einen niedrigeren Kraftverbrauch bedingen als die kurzdauernden, muß eine Beseitigung derselben zu einer Erhöhung des Kraftverbrauchs führen.

Gilbreth vervollkommnete die Zeitstudien durch Untersuchung des Bewegungsablaufs. Am Arbeitsgerät wie an den Gelenken (Hand, Ellenbogen, Schulter usw.) wurden rhythmisch unterbrochene Lämpchen befestigt und während des Arbeitsvorganges mittels einer Stereokamera photographiert. Bei Betrachtung mit Hilfe eines Stereoskopes ergibt sich dann die dreidimensionale Raumkurve des Bewegungsablaufes; die Zeitmarkierung ist durch die rhythmische Unterbrechung der Lämpchen gegeben. Gilbreth modellierte die gesehenen Raumkurven aus biegsamen Draht; die Drahtmodelle wurden auf einem dreiachsigen Koordinatensystem befestigt, so daß durch die Projektion auf die Maßfläche die Einzelheiten des Bewegungsablaufes genau erhalten werden. Abb. 193 zeigt derartige Drahtmodelle, die in vier Stufen — von links nach rechts gesehen — den mit zunehmender Übung vereinfachten Ablauf der Bewegungen der linken Hand beim maschinellen Bohren zeigen. Die von Gilbreth inaugurierten Bewegungsstudien bedeuten zweifellos gegenüber den bloßen Zeitstudien Taylors eine wesentliche Vertiefung für das Verständnis des Arbeitsvorganges und sind auch bei Rationalisierung besonders leichterer Arbeit erfolgreich angewandt worden (s. S. 559). Besonders geeignet erscheint das Verfahren zur Kontrolle des Anlernens[1].

[1] *Anm. bei der Revision:* Die in letzter Zeit von Bernstein (persönl. Mitteil.) bedeutend verfeinerte und vereinfachte Methode der Bewegungsstudien eröffnet der arbeitsphysiologischen Forschung große Möglichkeiten.

GILBRETH[1] gibt u. a. folgendes Beispiel des praktischen Erfolges seiner Rationalisierungsmethoden: Beim Falten von Baumwolldecken wurden 20—30 Bewegungen auf 10 bis 12 vermindert, so daß an Stelle von 150 Dutzend 400 Dutzend Decken „ohne vermehrte Ermüdung" gefaltet wurden. Die Aussage über die Ermüdung bezieht sich hierbei allerdings auf subjektive Angaben.

Abb. 193. Drahtmodelle der Zyklogramme. (Nach ERMANSKI).

Besonders instruktiv ist ein von MYERS[2] angegebenes Beispiel aus der englischen Munitionsproduktion im Kriege: Von einer Eisengießerei wurde auf Grund sorgfältiger Kalkulation und Vergleichs mit anderen Fabriken mit ähnlichen maschinellen Einrichtungen ein Arbeitsergebnis von 3000 Stück pro Woche erwartet. Die Fabrikleitung analysierte mittels Zeit- und Bewegungsstudien den Bewegungsablauf und legte Normalzeiten und einen Normalablauf für jede Operation fest. Auf Karten, die am Arbeitsplatz befestigt wurden, waren die Musterbewegungen zugleich mit der Zeit, die ihre Anwendung erforderte, detailliert beschrieben. Gleichzeitig wurde die Materialzufuhr in vorbildlicher Weise geregelt und die Arbeitsstunden von 54 auf 48 unter entsprechender Lohnerhöhung reduziert. Das Ergebnis war, daß 20000 Stück pro Woche angefertigt wurden. Die Mehrleistung ist derart beträchtlich, daß selbst bei Berücksichtigung der Verkürzung der Arbeitszeit, der durch die höheren Löhne verbesserten Ernährung und der besseren Materialanordnung ein bedeutender Rest der systematischen Ausbildung auf Grund der Bewegungsstudien zuzuschreiben ist.

III. Einfluß der industriellen Entwicklung auf die Gesundheit des Arbeiters.

Die als eigentlich arbeitsphysiologisch anzusprechenden („direkten") Methoden (s. S. 521) sind noch viel zu jung, als daß sie mit Sicherheit etwas über den Einfluß bestimmter industrieller Tätigkeit auf die Gesundheit aussagen könnten, zumal Rationalisierungen mit Hilfe derartiger Methoden im praktischen Betriebe bisher nur ganz vereinzelt vorgenommen worden sind. Die arbeitsphysiologischen Methoden lassen vielmehr nur Wahrscheinlichkeitsschlüsse zu, anscheinend allerdings mit großer Berechtigung (s. S. 535).

Wir sind deshalb bei dieser Frage auf die Krankheits- und Sterbestatistiken angewiesen. Eine fortdauernde Überlastung des Arbeiters wird sich wahrscheinlich in einer verminderten Widerstandsfähigkeit und demzufolge in einer erhöhten Krankheits- und Todesrate bemerkbar machen. Es wurde bereits darauf hingewiesen, daß sich schon früh, im Anfang des 19. Jahrhunderts, eine körperliche Minderwertigkeit der industriellen Arbeiter bemerkbar machte, die die Regierungen zum Einschreiten gegen die bestehenden Arbeitsbedingungen veranlaßte. Da die Krankheitsstatistiken mit großen Unsicherheiten behaftet sind, werden wir uns hier auf die Todesrate (Mortalität) beschränken.

Noch beweisender (nach ASCHER[3]) wäre wohl ein Vergleich der „Widerstandskraft", d. h. das Verhältnis zwischen der Zahl der Überlebenden und der Erkrankten (des reziproken Wertes der Letalität). Jedoch existieren hier bisher keine vergleichbaren Statistiken (außer der Tuberkulose bei Erwachsenen).

---

[1] GILBRETH: Ann. amer. Acad. Polit. a. Soc. Sci. Public. 871, Philadelphia 1915.
[2] MYERS: Ind. Fatigue Res. Board Report Nr 3.
[3] ASCHER: Z. Hyg. **104**, 703 (1925).

Jedoch werden wir nur dann über den Einfluß industrieller Beschäftigung auf die Gesundheit ein einigermaßen zuverlässiges Bild erhalten, wenn die herangezogenen Statistiken sich auf ein einheitliches und möglichst großes Menschenmaterial beziehen (d. h. wenn verschiedene Bevölkerungsschichten *eines* Landes verglichen werden) und wenn sich die Statistiken über einen möglichst großen Zeitraum erstrecken. Da die Statistiken von England und Wales und von Preußen als beste dieser Art gelten[1], werden wir uns auf ihre Wiedergabe beschränken. Auch auf die Statistik der Metropolitan Life Insurance Company (Dublin) sei hingewiesen.

Wenn ein schädigender Einfluß der industriellen Tätigkeit vorhanden ist, so müßte er darin zum Ausdruck kommen, daß in vorwiegend industriellen Bezirken die Sterblichkeit größer ist als in vorwiegend ländlichen Bezirken. Tatsächlich starben in England und Wales 1902—1906 in 16 vorwiegend ländlichen Grafschaften[2] 13,26 auf tausend Lebende, in London und zehn vorwiegend industriellen Grafschaften 17,21, d. h. 29% mehr als auf dem Lande. Die größere Gesamtsterblichkeit in den Städten geht auch aus den preußischen Statistiken hervor. Noch deutlicher werden die Unterschiede, wenn wir den Vergleich auf die Beschäftigten beschränken; die Sterblichkeit der in industriellen Bezirken in England und Wales beschäftigten Arbeiter war 1890—1892 83% höher, in den Jahren 1900—1902 noch 66% höher als die der in den landwirtschaftlichen Bezirken beschäftigten Arbeiter (Ascher[3]).

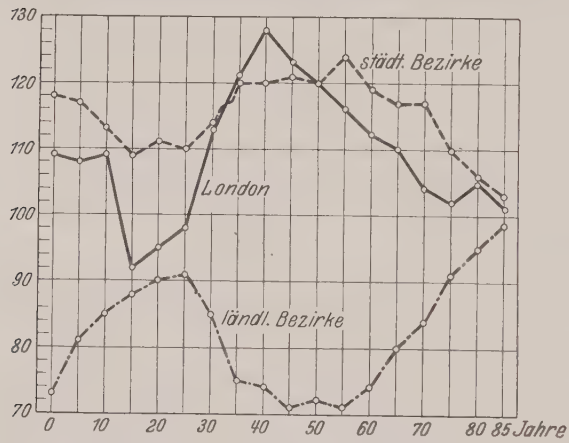


Abb. 194. Sterblichkeit der Männlichen in den verschiedenen Altersklassen in Prozenten der des gleichen Bezirks in England und Wales 1911.

Bei einem Vergleich der Gesamtsterblichkeit läßt sich der Einwand machen, daß die Todesrate in den verschiedenen Altersklassen verschieden ist; beim Vergleich von ländlichen und industriellen Bezirken könnte sich aber die Altersverteilung der Bevölkerung unterscheiden. Es ist demnach nötig, die Sterblichkeit in den verschiedenen Altersklassen bei ländlichen und industriellen Bezirken miteinander zu vergleichen (s. Abb. 194). Als Mittellinie und Basis 100 ist der Durchschnitt der Gesamtsterblichkeit von Stadt *und* Land für die jeweilige Altersklasse gesetzt. Wir sehen, daß zwar in allen Altersklassen die Sterblichkeit in den ländlichen Bezirken geringer ist, daß jedoch am weitesten die Altersstufen von 35—45 Jahren divergieren. Das sind aber gerade die Altersstufen, die beim industriellen Arbeiter den Invaliditätsbeginn kennzeichnen; gerade hier also macht sich der schädigende Einfluß industrieller Beschäftigung bemerkbar[4].

[1] In England und Wales werden seit Mitte des vorigen Jahrhunderts alle 10 Jahre mit der Aufnahme des Census sehr sorgfältige statistische Untersuchungen angestellt.

[2] Public Health and Social Condition. London 1909.

[3] Ascher: Z. Hyg. **109**, 553 (1929).

[4] Es sei bemerkt, daß die Säuglingssterblichkeit heute in den Städten geringer ist als auf dem Lande.

Gegen die oben herangezogenen Statistiken läßt sich noch der Einwand erheben, daß möglicherweise die Ernährungs- und Wohnungsverhältnisse in ländlichen und industriellen Bezirken verschieden sind. Dieser Einwand kann ausgeschlossen werden durch Vergleich der Sterblichkeit in Stadt und Land bei Männern und Frauen. Der schädigende Einfluß industrieller Arbeit muß sich dann eben darin zeigen, daß der Unterschied der Sterblichkeit zwischen Männern und Frauen in industriellen Bezirken größer ist als in ländlichen, da ja vorwiegend die Männer dem Einfluß der industriellen Beschäftigung ausgesetzt sind. ASCHER verglich nun die Lebenserwartung der 15jährigen (um den Faktor der Kindersterblichkeit auszuschalten) zwischen der männlichen und weiblichen Stadt- und Landbevölkerung und konnte tatsächlich beträchtliche Unterschiede in der erwartungsgemäßen Richtung nachweisen (s. Tab. 3):

Tabelle 3. Preußen: Lebenserwartung der 15jährigen.

	Männlich			Weiblich		
	Stadt	Land	Diff.	Stadt	Land	Diff.
1901/05	48,03	44,06	3,97	49,13	48,57	0,56
1906/10	48,91	44,84	4,07	50,10	48,97	1,03
1911/14	49,39	45,69	3,70	50,64	49,43	1,21

Besonderes Interesse kommt bei unserer Fragestellung noch der Tuberkulosesterblichkeit zu, da wir hier nach ASCHER[1] mit einer 100proz. Infektion rechnen können, so daß durch die Sterblichkeit auch die „Widerstandskraft" angegeben wird. Wir beschränken uns hier auf die, wie ASCHER[1] hervorhebt, „bisher beste statistische" Arbeit von OLDENDORF[2] über den Einfluß der Beschäftigung auf die Lebensdauer des Menschen.

Tabelle 4. Solingen und Umgebung 1854—1872.

Beruf	Von 1000 Personen starben an Lungenschwindsucht im Alter von			
	20–30	30–40	40–50	über 50
	Jahren			
Schleifer	14,0	31,9	50,2	67,3
Eisenarbeiter	14,4	9,5	21,5	31,6
übrige Bevölkerung . .	8,1	5,7	9,1	13,3
oder				
Schleifer	172	560	551	505
Eisenarbeiter	164	167	236	237
übrige Bevölkerung . .	100	100	100	100

Tabelle 4, der Arbeit von OLDENDORF entnommen, zeigt bei der Bevölkerung in Solingen (1854—1874) das außerordentliche Überwiegen der Todesrate der Eisenarbeiter und besonders der Schleifer an Lungentuberkulose, und zwar in allen Altersklassen, am meisten jedoch in den höheren. (Die besonders hohe Todesrate der Schleifer an Lungentuberkulose ist allerdings auf eine gewerbetoxikologische Komponente, der Einatmung von Kieselsäurestaub, zurückzuführen.)

Es sei noch darauf hingewiesen, daß das herangezogene Material nur einen durchaus geringen Teil des — im übrigen in gleicher Richtung weisenden — vorhandenen darstellt[3].

Das 19. Jahrhundert, besonders von der Mitte und dem letzten Drittel an, steht unter dem Zeichen zunehmender Industrialisierung, d. h. Abwanderung der Bevölkerung vom Land in die Stadt. So betrug z. B. 1816–1905 in Preußen

[1] ASCHER: Dtsch. med. Wschr. **1928**, Nr 21.

[2] OLDENDORF: Der Einfluß der Beschäftigung auf die Lebensdauer des Menschen. Heft 2. Berlin 1878.

[3] Weitere Angaben finden sich in ASCHER: Z. Hyg. (zitiert auf S. 527), DUBLIN: Health and Wealth (zitiert auf S. 519), COLLIS u. GREENWOOD (zitiert auf S. 521), OLDENDORF u. a.

der Anteil der Großstadtbevölkerung an der Gesamtbevölkerung im Jahre 1816: 1,25%, im Jahre 1855: 2,75% und im Jahre 1905: 19,0%.

Da, wie wir oben gezeigt haben, in den industriellen Bezirken stets die Sterblichkeit größer ist als in ländlichen, so müßte man annehmen, daß die in allen Ländern vorhandene industrielle Entwicklung zu einer Erhöhung der Gesamtsterblichkeit geführt hätte. Jedoch ist gerade das Gegenteil der Fall: Von der Mitte des vorigen Jahrhunderts an nimmt in allen Ländern die Sterblichkeit kontinuierlich und sehr beträchtlich ab (vgl. DUBLIN). Die Abb. 195 zeigt das stetige Absinken der Sterblichkeit in dem vorwiegend industriellen England, etwa von 1875 ab, während das landwirtschaftliche Irland keine Abnahme zeigt. (Irland bildet hier, außer Indien, die einzige Ausnahme von der sonst regelmäßigen Zunahme der Lebensdauer.)

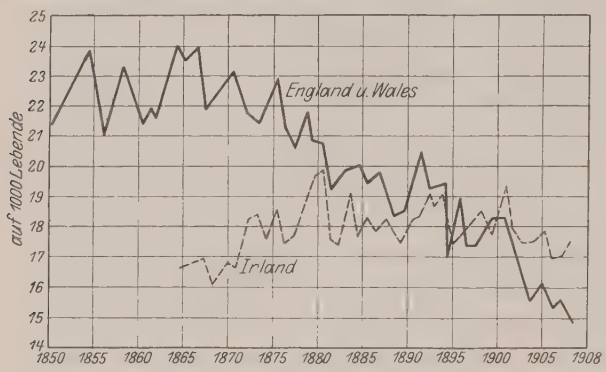


Abb. 195. ——— Sterblichkeit von England und Wales, – – – – Sterblichkeit von Irland. (Nach ASCHER.)

Ein gleiches geht auch aus der preußischen Statistik hervor (s. Abb. 196). Wir sehen, daß das Jahr 1875 mit der gleichen Todesrate 28‰ abschließt wie das

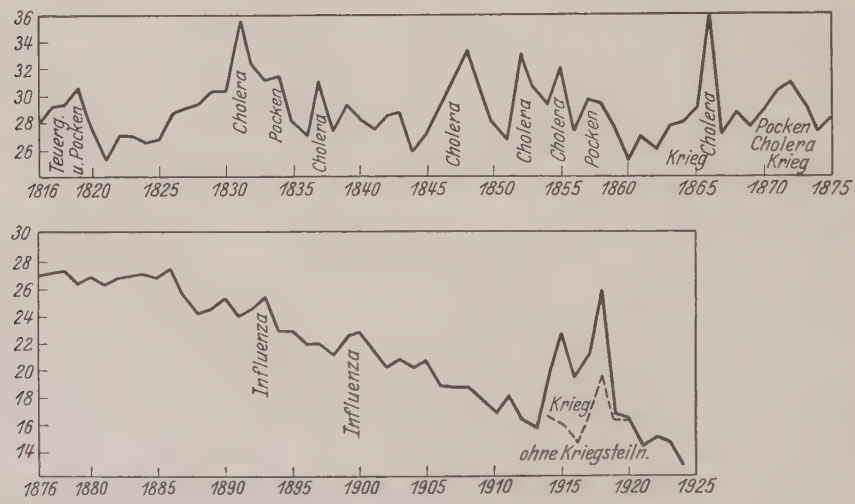


Abb. 196. Sterblichkeit in Preußen. (Nach ASCHER.)

Jahr 1816, und daß in der nun folgenden Epoche ein stetiges, nur durch den Krieg unterbrochenes Absinken stattfindet, welches sich auch jetzt noch weiter fortsetzt.

Aus der englischen Statistik (Abb. 197) (WAND[1]) geht hervor, daß die Erhöhung der Lebensdauer vorwiegend die industriellen Bezirke betrifft; so ist

[1] WAND: H. of Roy. Statist. Soc. **68** (1905).

die Herabsetzung der Sterblichkeit größer in der Weberstadt Blackburn als in den vorwiegend ländlichen Bezirken Rutlandshire.

Es läßt sich demnach folgern, daß bei der industriellen Entwicklung zwei Faktoren vorhanden sind, die in gegensinniger Weise die Gesundheit beeinflussen. Der ungünstige Einfluß der direkten Einwirkung industrieller Beschäftigung wird bei weitem ausgeglichen zum großen Teil durch den günstigen Einfluß der für England und Preußen nachgewiesenen und auch wohl für die anderen Länder zutreffenden Erhöhung des allgemeinen Wohlstandes als Folge der industriellen Entwicklung. Wir entnehmen als Beispiel hierfür den von Ascher aus der englischen Statistik zusammengestellten Vergleich zwischen Tuberkulosesterblichkeit und relativem Wohlstand, worunter die Differenz von jeweiligem Lebensmittelpreis und der Höhe des jeweiligen Lohns (Reallohn) verstanden wird (Tabelle 5).

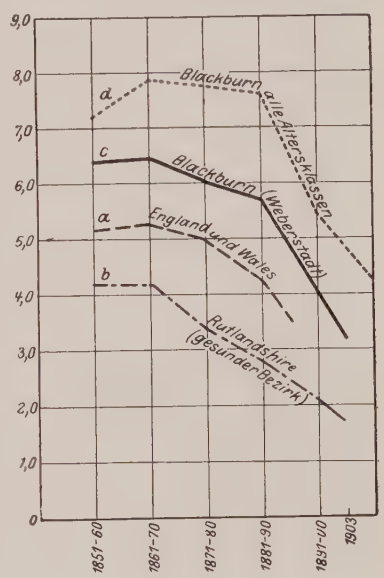


Abb. 197. (Aus Wand.)

Von Interesse ist auch, auf welche Berufe oder Beschäftigungsarten sich die Herabsetzung der Todesrate erstreckt. Abb. 198 zeigt die Verminderung der Todesrate in den gleichen Berufen innerhalb des Zeitabstandes von 10 Jahren (1901 und 1911). Die ausgezogene Linie bedeutet die Sterblichkeit im Jahre 1901, die einzelnen Stäbe geben für die bezeichneten Berufe die jeweilige Zunahme oder Abnahme gegenüber den Verhältnissen von 1901 an. Wir sehen, daß sich die Verbesserung der Lebensaussichten auf fast alle Berufe erstreckt, und daß nur in wenigen Berufen eine geringe Zunahme der Sterblichkeit gegenüber 1901 zu verzeichnen ist.

Tabelle 5. Lebenshaltung und Phthisissterblichkeit in England.
(Nach Ascher.)

	Preise	Löhne	Differenz zwischen Löhnen und Preisen	Phthisis-sterblichkeit
1869	100,0	100,0	—	100,0
1870	98,0	102,6	+ 4,6	102,6
1875	98,0	123,4	+25,4	94,0
1880	89,8	113,8	+29,0	79,7
1885	73,4	114,2	+30,8	75,4
1890—1894	69,7	123,4	+53,4	63,8
1895—1899	64,6	125,2	+60,6	55,0
1900—1904	72,0	134,1	+62,1	50,9
1905—1907	77,1	135,2	+58,1	46,4

Die allgemeine Herabsetzung der Todesrate bei der industriellen Fortentwicklung wurde im vorhergehenden auf die allgemeine Hebung des Wohlstandes zurückgeführt. Es bleibt indessen noch die Frage übrig, ob nicht in der Veränderung der industriellen Technik selbst ein Faktor zur Herabsetzung der Sterblichkeit zu suchen ist. Volkswirtschaftlich wichtiger vielleicht noch als die Frage der Lebensdauer ist die Frage der Erwerbsdauer (Arbeitsfähigkeit).

Wir verdanken Ascher auf diesem Gebiete sehr wertvolle Untersuchungen. Ascher[1] verglich in eigenen Statistiken und in denen anderer Autoren die Höhe des Lohnes in den verschiedenen Altersstufen mit der Körperkraft (Hubkraft der Lenden nach den Untersuchungen von Quetelet[2]). Bei dem bestehenden Akkordlohnsystem drückt tatsächlich die Höhe des Lohnes in großer Annäherung die Leistungsfähigkeit aus. Ascher fand nun, daß der Leistungsabfall (Lohnabfall) mit dem zunehmenden Alter um so mehr mit dem Abfall der Hubkraft nach Quetelet übereinstimmt, je mehr die Arbeit den Charakter einer rein körperlichen Arbeit trägt. Am meisten glich unter den untersuchten Beschäftigungsarten der Leistungsabfall der Grobdrahtzieher, die eine recht schwere,

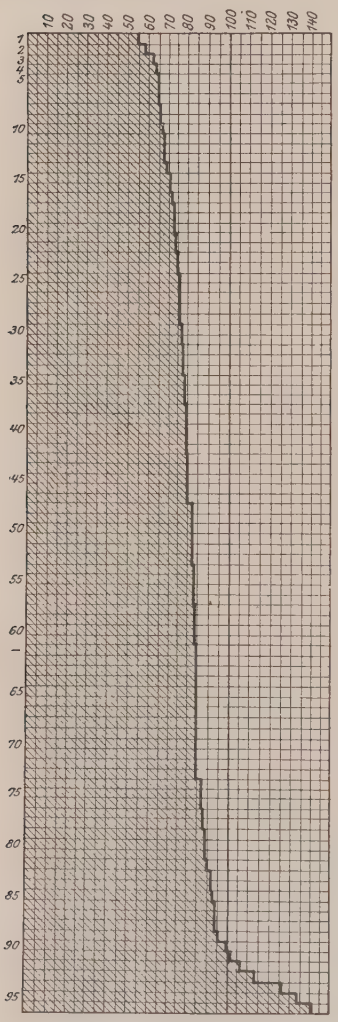


Abb. 198. Ab- bzw. Zunahme der Sterblichkeit in verschiedenen Berufen beim Vergleich der Jahre 1901 und 1911. 1 Seife-, Fett-, Leimindustrie usw. 2 Pflaster-, Straßen- und Eisenbahnarbeiter. 3 Lokomotivführer und Heizer. 4 Milch- und Käsehandel. 5 Textil-Kleinhandel. 6 Karosserie- und Waggonbau. 7 Chemische Industrie. 8 Werft- und Dockarbeiter. 9 Hafenarbeiter. 10 Papierindustrie. 11 Färberei und Appretur. 12 Steinbrucharbeiter. 13 Gasarbeiter. 14 Dachdecker. 15 Metallarbeiter und Kesselschmiede. 16 Glasindustrie. 17 Gerichtsbeamte. 18 Mälzer. 19 Uhrmacher, Feinmechaniker, Juweliere. 20 Töpfer. 21 Buchbinder. 22 Ziegel- und keramische Industrie. 23 Kutscher, Lastträger usw. 24 Setzer und Drucker. 25 Kohlenhandel. 26 Eisenhandel. 27 Kleineisenindustrie. 28 Maurer und Zimmerleute. 29 Tapezierer, Weißbinder. 30 Arbeiter in Nagel-, Ketten-, Ankerfabriken u. ä. 31 Arbeiter in Kupfer-, Zinn-, Zink-, Messing-, Bronzefabriken. 32 Tabakarbeiter. 33 Büchsenmacher. 34 Spinnerei und Seilerei. 35 Richter und Rechtsanwälte. 36 Eisenbahnbeamte. 37 Landwirtschaftliche Arbeiter. 38 Handlungsgehilfen und Versicherungsangestellte. 39 Schreiner. 40 Baumwollindustrie. 41 Bergarbeiter (Kohle). 42 Bergarbeiter (Blei). 43 Schaffner usw. 44 Brauer. 45 Bäckerei und Konditorei. 46 Maler, Glaser usw. 47 Maschinisten usw. (außer Eisenbahn, Schiffsbetrieb und Landwirtschaft). 48 Musiker. 49 Eisenbahnpersonal. 50 Obst- und Gemüsehändler. 51 Sägewerkarbeiter. 52 Wollwebereien. 53 Bergarbeiter (Eisenerz). 54 Geschäftsreisende. 55 Hutmacher. 56 Lederzurichter. 57 Kaminfeger. 58 Gärtner. 59 Sattler. 60 Schneider. 61 Schlosser und Installateure — Gesamtdurchschnitt. 62 Höhere Beamte und Geistliche. 63 Künstler und Architekten. 64 Schlächter. 65 Friseure. 66 Gerber. 67 Schmiede. 68 Stellmacher. 69 Seidenindustrie. 70 Ärzte usw. 71 Fischhändler. 72 Schuhmacher. 73 Zimmerleute. 74 Lehrer. 75 Landwirte. 76 Müller. 77 Chemiker und Drogisten. 78 Kolonialwarenhändler. 79 Schankgewerbe. 80 Hotelgewerbe. 81 Drechsler, Böttcher. 82 Flußschiffer. 83 Fischer. 84 Papierverarbeitung und -handel, Verlagsgewerbe. 85 Schiffbauer. 86 Hausangestellte. 87 Teppichweber usw. 88 Straßenhändler, Hausierer. 89 Boten, Pförtner usw. 90 Schiffahrt und Reederei. 91 Spitzenindustrie. 92 Trikotagenindustrie. 93 Bergarbeiter (Kupfer). 94 Kleinhandel. 95 Bergarbeiter (Zinn). 96 Ungelernte Arbeiter. (Nach Ascher.)

körperliche Arbeit zu verrichten haben (nach Bienkowski[3]), nach Vollendung des 40. Lebensjahres der Queteletschen Kurve, während in der Feinmechanik (in der Fabrik von Hartmann & Braun) mit fast völlig ausgeschalteter grober Körperarbeit jenseits des 40. Jahres kein Leistungsabfall wahrnehmbar ist, d. h. hinsichtlich der Erwerbsfähigkeit Altersstufen bis zu 60 Jahren praktisch keine Rolle spielen.

In folgenden Abbildungen 199—201, die die Ergebnisse Aschers enthalten, ist als Vergleichswert das Absinken der Körperkraft nach den Versuchen von

[1] Ascher: Veröff. Med.verw. **19**, 529 (1925).
[2] Quetelet: Physique sociale. 1869.
[3] Bienkowski: Untersuchungen über die Arbeitseignung. Leipzig 1910.

Reijs[1] gewählt, da die Reijsschen Zahlen für die heutigen Verhältnisse bessere Vergleichswerte darstellen als die Quetelet-schen Ergebnisse.

Die Abb. 199 stellt den Vergleich dar zwischen dem Leistungsabfall (Lohnabfall) der Grobdrahtzieher, der Feinmechaniker und den Reijsschen Werten des Absinkens der Hubkraft der Lenden. Der Leistungsabfall der Grobdrahtzieher entspricht bei Zugrundelegung der Reijsschen Werte durchaus dem Abnehmen der Körperkraft mit zunehmendem Alter, während, wie schon hervorgehoben, die Leistungsfähigkeit der Feinmechaniker durch das Alter nicht beeinflußt wird. Ein ähnliches Bild ergibt sich beim Vergleich der Leistungsfähigkeit der Weber in München-Gladbach (nach Bernays[2]), die ziemlich schwere körperliche Arbeit zu vollführen haben, und in der Automatenweberei (Kölsch[3]), wo körperliche Arbeit fast völlig ausgeschaltet ist; auch hier zeigt sich bei ausgeschalteter körperlicher Arbeit kein Einfluß zunehmenden Alters Abb. 200 und 201, von Ascher nach Angaben der Reichsbahn-Ausbesserungswerkstätte in Frankfurt a. M. zusammengestellt, zeigt in übereinstimmender Weise einen um so früher gelegenen Gipfelpunkt der Leistungsfähigkeit und rascheren Leistungsabfall, je schwerer die körperliche Arbeit ist, also am ungünstigsten bei den Zuschlägern, am günstigsten bei den Anstreichern. In weiterer Übereinstimmung stehen Angaben über das Alter der Masselzerschläger, die eine

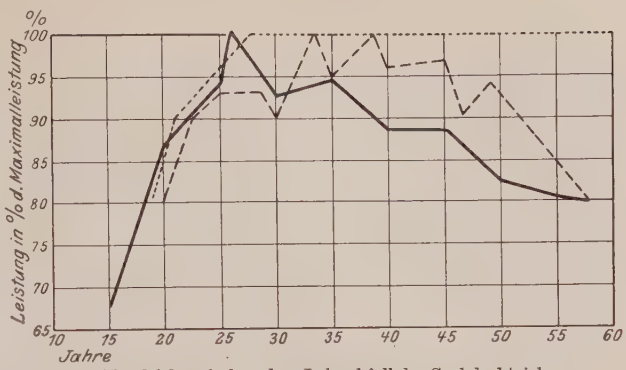


Abb. 199. Vergleich zwischen dem Lohnabfall der Grobdrahtzieher – – –, der Feinmechaniker ·····, und der Hubkraft der Lenden ———. (Nach Ascher.)

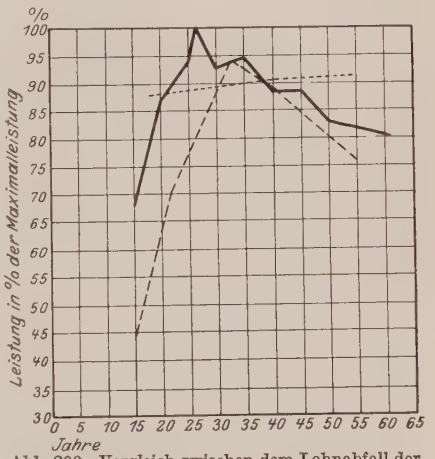


Abb. 200. Vergleich zwischen dem Lohnabfall der Weber in München-Gladbach – – –, Automatenweberei ····· und der Hubkraft der Lenden ———. (Nach Ascher.)

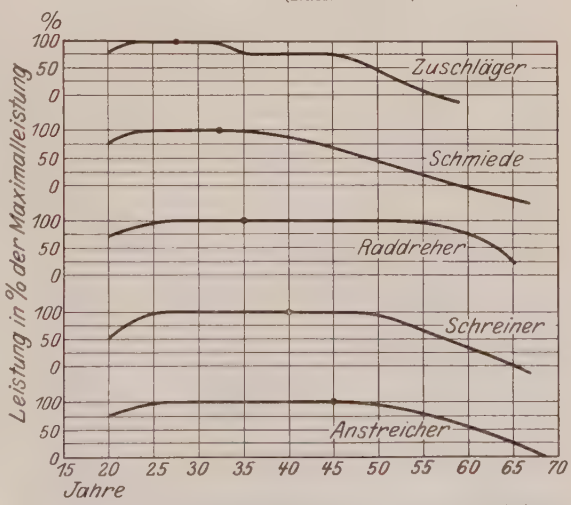


Abb. 201. Gang der Leistungsfähigheit bei Berufen verschiedener körperlicher Schwere in der Reichsbahnausbesserungswerkstätte Frankfurt a. M. (Nach Ascher.)

[1] Reijs: Pflügers Arch. **191**, 234 (1921).

[2] Bernays: Geschichte einer Baumwollspinnerei. Leipzig 1910.

[3] Kölsch: Arch. f. Hyg. **23** (1923).

außerordentlich schwere körperliche Arbeit zu vollführen haben, wahrscheinlich die schwerste industrielle Arbeitsleistung, die es überhaupt gibt. Diese Arbeit kann überhaupt nur wenige Jahre hindurch ausgeführt werden. (Genauere Statistiken hierüber waren bisher leider noch nicht zu erhalten.)

Die Unterschiede in der Leistungsfähigkeit als Funktion des Alters bei den genannten Arbeitstypen sind derart auffallend, daß hieraus mit Sicherheit hervorgeht, daß die Einschränkung grober körperlicher Arbeit, die ja eines der wesentlichsten Kennzeichen der industriellen Weiterentwicklung ist (MÜNSTERBERG), zu einer Verlängerung der Erwerbsperiode führt. Da die Verlängerung der Arbeitsfähigkeit weiterhin auch zur Hebung des Wohlstandes beiträgt, wäre die günstige Einwirkung der industriellen Entwicklung auf die Sterblichkeit zum Teil auch aus diesem Grunde verständlich.

Eine wie große Bedeutung im volkswirtschaftlichen Sinne der Verlängerung der Erwerbsdauer zukommt, ist früher diskutiert worden; es sei hier nur noch zugefügt, daß in vielen amerikanischen Fabriken Leute über 35 Jahre nicht mehr angestellt werden. Dies spricht vielleicht dafür, daß in den betreffenden amerikanischen Betrieben der Einfluß des Ersatzes von Körperkraft durch Maschinen durch die große Arbeitsintensität ausgeglichen wird. Jedenfalls geht aus den ASCHERschen Untersuchungen hervor, daß die Einschränkung grober körperlicher Arbeit eines der Hauptziele der Arbeitswissenschaft darstellen muß.

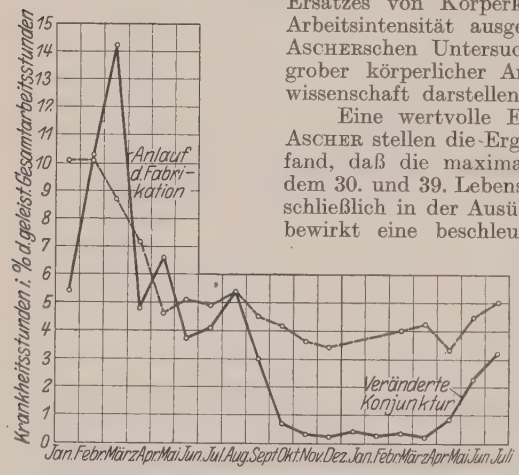


Abb. 202. Vergleich der Krankheitsrate bei Fließfertigung ——— und dem anderen Fabrikbetrieb – – – in den Protoswerken.

Eine wertvolle Ergänzung zu den Untersuchungen von ASCHER stellen die Ergebnisse von SCHOCHRIN[1] dar. SCHOCHRIN fand, daß die maximale Kraftentwicklung der Arme zwischen dem 30. und 39. Lebensjahr liegt; das Berufsalter, d. h. die ausschließlich in der Ausübung des Hauptberufes zugebrachte Zeit, bewirkt eine beschleunigte Abnahme der Muskelkraft gegenüber der Norm; bei physischen Arbeiten ist die Kraftabnahme (Abnutzung) des rechten Armes stärker als die des linken, lang dauernder Verbleib in einem und demselben Berufe mit einförmiger Tätigkeit verursacht eine größere Abschwächung der Muskelkraft als zeitweiliger Berufswechsel, wenn er mit einer wechselnden Beanspruchung verschiedener Muskelgruppen verbunden ist.

Die heute besonders interessierende und diskutierte Frage, wie Fließarbeit und speziell Bandarbeit auf den Gesundheitszustand des Arbeiters einwirke, läßt sich in Anbetracht der Kürze der Zeit noch schwer absehen. Eine einheitliche Einwirkung werden wir wohl auch gar nicht erwarten können. Von dem spärlichen bisher vorliegendem Material sei folgende Abbildung aus den Protoswerken mitgeteilt, nach der die Krankheitsfälle bei Fließfertigung geringer sind. Die günstige Einwirkung hinsichtlich der Krankheitsstatistik ist bei dem gleichen Betriebe, wie aus dem Bericht der Fließfertigungskommission Ende 1928 hervorgeht, auch weiterhin beobachtet. Auch von einigen anderen Betrieben (Reichsbahnausbesserungswerkstätte Frankfurt a. M., Voigt & Häffner, nach ASCHER, period. Mitt.) sind ähnliche Erfahrungen gemacht worden. Eine Verallgemeinerung dürfte nicht statthaft sein, doch kann wohl gesagt werden, daß die Einführung von Fließarbeit nicht zur Erhöhung der Krankheitsrate beizutragen braucht.

Auch in anderer Hinsicht ist das Ergebnis der Untersuchungen ASCHERS von Interesse. Auf Grund der von RUBNER und ZUNTZ überkommenen Vorstellungen hatte man es als selbstverständlich angenommen, daß der — mit

[1] SCHOCHRIN: Gig. Truda (russ.) **1928**, Nr 5, 29.

Hilfe von Respirationsversuchen meßbare — Energieverbrauch dem Maß der körperlichen Beanspruchung entspräche. Hieraus ergab sich für die Arbeitsphysiologie als Hauptziel bei Rationalisierung schwerer körperlicher Arbeit, ähnlich wie der Ingenieur den Wirkungsgrad von Maschinen verbessert, auch den Wirkungsgrad der Maschine „Mensch" zu erhöhen, d. h. den Energieverbrauch möglichst einzuschränken. Tatsächlich sind unter diesen Gesichtspunkten sowohl in Deutschland (Institut für Arbeitsphysiologie unter Leitung von ATZLER) wie in England (Industrial Fatigue Research Board) breit angelegte Versuchsreihen zur systematischen Rationalisierung körperlicher Arbeit begonnen und in der Durchführung begriffen. Gleichwohl ist aber ein direkter Beweis für die Berechtigung, den Kraftverbrauch des menschlichen Organismus als Maßstab körperlicher Anstrengung anzuwenden, bisher nicht erbracht worden, da bisher in praktischen Betrieben noch wenig Untersuchungen in dieser Richtung erfolgt sind und auch der Zeitraum für eine Bewährung dieser Untersuchungen noch zu kurz ist.

Aus den Untersuchungen ASCHERS geht jedoch hervor, daß die Einschränkung körperlicher Arbeit eines der Hauptziele der Arbeitsphysiologie darstellen muß; da aber die Höhe des Energieverbrauchs der Schwere einer körperlichen Arbeit konform verläuft, so gibt uns die Messung des Energieverbrauchs tatsächlich einen Anhaltspunkt zur Beurteilung industrieller Arbeitstypen. Wir können also mit großer Wahrscheinlichkeit folgern, daß sich die Arbeitsphysiologie hier auf dem richtigen Wege befindet.

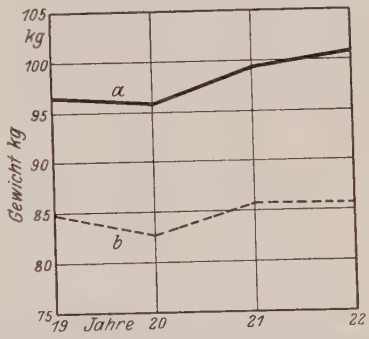


Abb 203. Vergleich der Hubkraft zwischen gleichaltrigen Studentinnen (a) und Arbeiterinnen (b).
(Nach CATHCART und Mitarbeitern.)

Im vorhergehenden war wiederholt auf einen Einfluß des sozialen Wohlstandes auf die Sterblichkeit hingewiesen worden. Da die Schlüsse jedoch nur indirekt gezogen werden können, wäre ein direkter Nachweis des Einflusses des sozialen Milieus auf den körperlichen Zustand wertvoll. Für eine positive Einwirkung des gehobeneren sozialen Milieus sprechen Untersuchungen von CATHCART und Mitarbeitern in England und ELIASSOW[1] in Deutschland. CATHCART und Mitarbeiter[2] konnten feststellen, daß die Hubkraft von gleichaltrigen Studentinnen und Arbeiterinnen bei den Studentinnen höher lag (s. Abb. 203). Einen analogen Befund machte ELIASSOW bei dem Vergleich zwischen Gymnasiasten und Fortbildungsschülern (s. Tabelle 6).

Tabelle 6.

	Alter	Zahl	Länge	Gewicht	Druck	Zug kg
Gymnasiasten	18	35	173	62,2	73	158
Fortbildungsschüler . . .	18	102	165	56,9	64	141

Die bessere Entwicklung der Studentinnen wie der Gymnasiasten, die sich nicht nur in der Körperkraft, sondern auch in den Körpermaßen und dem Gewicht ausdrückt, ist mit großer Wahrscheinlichkeit auf das gehobenere soziale Milieu zurückzuführen. Unter Berücksichtigung des höheren allgemeinen Wohlstandes von heute im Vergleich zur Mitte des vorigen Jahrhunderts erscheint auch ein Vergleich der QUETELETschen Ergebnisse bezüglich der maximalen Hubkraft der Lenden (1850) mit den neueren Untersuchungen von REIJS an 2000 Männern

[1] ELIASSOW: Veröff. Med.verw. **19**, 507 (1925).
[2] CATHCART u. Mitarbeiter: Rep. Nr 44, Industrial Fatigue Research Board, 1927.

und Frauen (1921) wie von Catheart, Bedale, Blair, Madeod und Weatherhead an 3000 Frauen (1927) von Interesse.

In den Untersuchungen von Reijs wie von Cathcart und Mitarbeitern ist sowohl die absolute Höhe der erreichten Spannung höher wie das Absinken mit zunehmendem Alter langsamer als in den Untersuchungen von Quetelet. Auch dieser Vergleich scheint für einen Einfluß des sozialen Milieus zu sprechen; allerdings läßt sich hier die Einwirkung von Rassenunterschieden nicht ausschließen, denn Quetelet arbeitete an Belgiern, Reijs an Holländern und Cathcart und Mitarbeiter an Engländerinnen.

Vielleicht ist die Verbesserung des körperlichen Zustandes, auf die wir aus dem Vergleich der Untersuchungen von Quetelet mit denen von Cathcart und Reijs schließen können, auch eine durch Hebung des sozialen Milieus wahrscheinlich geförderte Weiterentwicklung eines sich über sehr lange Zeiten erstreckenden Vorganges. Da statistische Unterlagen fehlen, müssen wir uns auf die Wiedergabe von einigen Beispielen beschränken, die für eine derartige Entwicklung zu sprechen scheinen: Bekanntlich sind die Ritterrüstungen für die heutige Durchschnittsgröße viel zu klein. Besonders gilt dies auch für die Schwerter der alten Griechen, deren Griffe heute nur für drei Finger passen (Pettenkofer). Bei einem Empfang der Königin Viktoria in Schottland erwiesen sich die alten historischen Kleider für die heutige Generation als bei weitem zu klein. Als letztes Beispiel (das ich einer persönlichen Mitteilung von Ascher verdanke) sei erwähnt, daß die Großkonfektion neuerdings ihre Normalmaße gegenüber den bisherigen Vorkriegsmaßen heraufsetzen muß, ein indirekter Beweis für die zunehmende bessere körperliche Entwicklung besonders der arbeitenden Klassen. Auch auf die ständige Verbesserung der sportlichen Höchstleistungen sei in diesem Zusammenhange hingewiesen. Es scheint also die menschliche Bevölkerung sich in einem Zustande kontinuierlicher Aufartung zu befinden.

IV. Arbeitsrationalisierung mittels der indirekten Methoden (Leistungskurven, Zeitverlust, Arbeitswechsel, Unfallrate).

Arbeitsergebnis.

Es wurde bereits darauf hingewiesen, daß Leistungskurven nur unter besonderen Umständen als Rationalitätskriterium dienen können. Die Beobachtung muß sich auf genügend lange Zeit erstrecken, denn häufig läßt bei Veränderung des Produktionsganges die anfangs erhöhte Leistung rasch nach. Vor allem sagt natürlich eine erhöhte technische Leistung über den Kraftverbrauch und die Anstrengung des Arbeiters nichts aus; es ergibt sich hieraus, daß eigentlich nur der *Einfluß der Arbeitszeit* auf die Leistungsfähigkeit Untersuchungsgegenstand sein kann. Wie oben hervorgehoben, erscheint es doch immerhin als sehr wahrscheinlich, daß beträchtliche Verkürzungen der Arbeitszeit den körperlichen Allgemeinzustand in positivem Sinne beeinflussen, obwohl natürlich die Möglichkeit besteht, daß in der restierenden Arbeitszeit durch vermehrte Arbeitsintensität der Nutzen der Zeitverkürzung ausgeglichen wird. Es sei in diesem Zusammenhange auf Untersuchungen von Agnew[1] hingewiesen, der eine große Zahl von Arbeitern ärztlich untersuchte und fand, daß bei Männern, die unter 70 Stunden wöchentlich arbeiteten, 22,1% nicht in die körperliche Klasse A gesetzt werden konnten, daß dagegen bei Arbeitszeiten über 70 (!) Stunden wöchentlich 31,3%, also fast 50% mehr, dieses Maß nicht erreichten; ähnliche Unterschiede ergaben sich bei jugendlichen Arbeitern; hier erreichten bei Beschäftigung über 60 Stunden 10,6% nicht die Klasse A, bei Beschäftigung unter 60 Stunden dagegen nur 6,7% nicht. Obwohl eine derartige Klassifizierung auf Grund eines großenteils subjektiven Urteils erfolgt, scheint doch ein schädigender Einfluß der längeren Arbeitszeit offensichtlich. Allerdings handelt es sich um außerordentlich hohe Arbeitszeiten.

[1] Agnew: Health of Munition Workers Comitee. Mem. No 21 (1918).

Eine Verkürzung der Arbeitszeit ist dadurch möglich, daß die Früh- oder Spätstunden zum Fortfall kommen oder durch Einschaltung von Pausen.

Der Fortfall von Früh- oder Spätstunden wirkt, wie aus einer großen Reihe von praktischen Erfahrungen hervorgeht, fast ausnahmslos günstig; trotz der Verkürzung der Arbeitszeit ist die wöchentliche absolute Gesamtproduktion gesteigert. Aus der Arbeit von Collis und Greenwood[1], in der eine Reihe von Beispielen und Literaturangaben vorhanden sind, entnehmen wir zur Erläuterung folgendes Beispiel:

Tabelle 7. 95 Frauen.

Datum	Arbeit: Drehen von Aluminium-Zündkörpern			
	Arbeitsstunden pro Woche	Relatives Arbeitsergebnis pro Arbeitsstunde	Arbeitsstunden mal relatives Arbeitsergebnis	Bemerkungen
14. Nov. bis 19. Dez.	66,2	100	6,620 (=100)	
27. Febr. bis 16. April	53,4	123	6,568 (= 99)	Trotz des Fortfalls von 12,8 Arbeitsstunden Abnahme der Gesamtproduktion nur um 1 %
14. Mai bis 2. Juli	54,8	134	7,343 (=111)	Das ganze Arbeitsergebnis erreicht einen Höhepunkt von 11 % und ist größer als das in der Zeit vor Weihnachten, obgleich 11,4 Wochenstunden weniger sind.
9. Juli bis 23. Juli	50,0	132	—	Die Arbeiter gehen 3 Wochen zur Nachtschicht fort.
30. Juli bis 19. Aug.	47,0	124	—	Das Fallen des Arbeitsergebnisses kann von Schlaffheit herrühren, die von dem Verlust des üblichen Feiertages herkommt. Nach dem 6. Aug. keine Sonntagsarbeit mehr.
26. Aug. . . .	—	—	—	Eine Woche Ferien (als Ersatz für die verlorenen Pfingst- und August-Feiertage).
2. Sept. bis 23. Sept.	49,9	135	6,737 (=102)	Das stündl. Arbeitsergebnis steigt wieder zu der Höhe der Mai/Juni-Periode, aber die Abschaffung der Sonntagsarbeit hat noch keine klare Wirkung gehabt.
20. Sept. . . .	—	—	—	4 weitere Feiertage (allgemeine Ferientage auf Befehl der Regierung).
7. Okt. bis 4. Nov.	48,3	144	6,955 (=105)	Weiterer Anstieg des stündl. Arbeitsergebnisses, von dem Feiertag und der Abschaffung der Sonntagsarbeit herrührend.
11. Nov. bis 16. Dez.	45,6	158	7,205 (=109)	Der Einfluß der kürzeren Arbeitsstunden ist jetzt, nach der Abschaffung der Sonntagsarbeit, gut befestigt. Das ganze Arbeitsergebnis ist 9 % größer, als es ein Jahr vorher war, obgleich 20,6 Wochenstunden weniger sind.

[1] Collis u. Greenwood: The Health of the Industrial Worker. London 1926.

Als Ergebnis der einjährigen Beobachtung folgt, daß trotz des Fortfalls von 20,6 Wochenstunden die Gesamtproduktion um 9% erhöht ist. Es handelt sich bei dieser Arbeit um einen Arbeitstyp, dessen Geschwindigkeit zum Teil von der Geschicklichkeit des Arbeiters abhängt. Aber auch bei solchen Arbeitstypen, die kaum eine Gelegenheit zur Beschleunigung geben, sind bei beträchtlicher Herabsetzung der Arbeitszeit keine oder nur ganz unwesentliche Herabminderungen der Produktion beobachtet worden. Die Erhöhung der Arbeitsleistung pro Arbeitsstunde kommt hier demnach auf Kosten der freiwilligen Pausen während des Arbeitsvorganges. Eine Verkürzung der Arbeitszeit kann natürlich nicht in beliebigem Maße fortgesetzt werden; bei einem bestimmten Punkte muß die Verkürzung der Arbeitszeit die Produktionssteigerung pro Arbeitsstunde ausgleichen, so daß eine weitere Verkürzung der Arbeitszeit trotz eventueller weiterer Erhöhung der Stundenleistung unwirtschaftlich ist. Der Einfluß der Arbeitszeit auf die Stundenleistung wechselt naturgemäß mit der Art der technischen Arbeit und mit der Art der beschäftigten Individuen (Männer, Frauen, Jugendliche). Folgende Abbildung, der Arbeit von VERNON[1] entnommen, zeigt in den ausgezogenen Linien die tatsächlich beobachteten Beziehungen zwischen Arbeitszeit und Stundenleistung, die gestrichelten Linien bezeichnen den erwartungsmäßigen Verlauf der Kurven bei weiterer Verkürzung der Arbeitszeit. Nach der Zusammenstellung von COLLIS und GREENWOOD scheinen sich Anhaltspunkte dafür zu ergeben, daß an den Anfangstagen der Woche die Arbeitsleistungen am niedrigsten in den frühen Morgenstunden sind, von Wochenmitte bis Wochenschluß dagegen in den späten Abendstunden. Man wird deshalb, was ja auch praktisch am nächsten liegt, am ehesten die Morgen- oder Abendstunden zum Fortfall bringen[2].

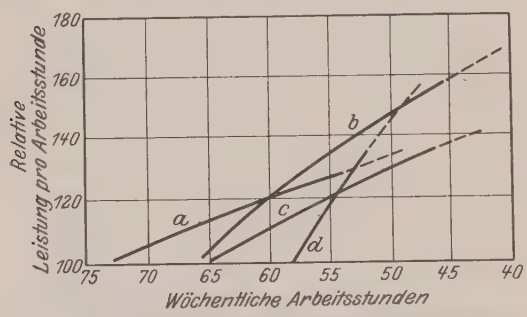


Abb. 204. Einfluß verminderter Arbeitszeit auf das stündliche Leistungsergebnis. (Nach VERNON.)

In ähnlicher Weise wie die Verkürzung der Gesamtarbeitszeit durch Fortfall der Anfangs- und Endstunden wirkt die Einschaltung von *Pausen*; auch hier tritt meist trotz Verkürzung der eigentlichen Arbeitszeit eine Erhöhung der Tagesleistungen ein (im allgemeinen Erhöhungen bis zu 10%). Derartige Beobachtungen konnten fast regelmäßig gemacht werden: so wurde bei Einführung regelmäßiger Pausen — einer Angabe von WYATT[3] zufolge — in 89 amerikanischen Betrieben nur einmal eine Verminderung der Gesamtleistung gesehen. Abb. 205 zeigt in den englischen Untersuchungsreihen den Zusammenhang zwischen Pause und Leistung.

Sehr zahlreiche Arbeiten, besonders auch des Fatigue Research Board, auf die hier im einzelnen nicht eingegangen werden kann, beschäftigen sich mit der optimalen Dauer, Verteilung und Gestaltung der Arbeitszeit; es sei deshalb hierauf die Übersicht von WYATT hingewiesen[4].

---

[1] VERNON: Zitiert auf S. 539.

[2] Die niedrigere Leistung in den Morgenstunden beruht größtenteils auf einem Übungsfaktor. Den Vorgang der Einübung hat BRIEGER in einem Bewegungsfilm am Beispiel des Schmiedens schön festgehalten [Veröff. Med.verw. **22**, 72 (1926)].

[3] WYATT: Industr. Fat. Res. Board, Rep. Nr 32.

[4] WYATT: Industr. Fat. Res. Board, Rep. Nr 42 (1927).

Die optimale Lage der Pausen ist natürlich abhängig von der Art der Arbeit; man ermittelt sie am besten, indem die Stundenleistung verfolgt wird. Nach dem gewöhnlich in der Mitte oder nach dem zweiten Drittel der Arbeitsperiode beginnenden Leistungsabfall wäre dann, den Erfahrungen der Fatigue Research Board zufolge, am zweckmäßigsten die Pause einzuschalten. Der Anstieg der Leistung macht sich meist erst im Laufe mehrerer Monate bemerkbar (VERNON[1]).

Am größten ist die Arbeitssteigerung naturgemäß bei Arbeiten, die lediglich vom Menschen abhängen, am wenigsten bei solchen, bei denen die Arbeitsgeschwindigkeit lediglich von der Maschine abhängt. Besonders wirksam ist die Einschaltung von Pausen bei langsamen Arbeitern, am wenigsten bei schnellen. So betrug in einer Untersuchungsreihe von VERNON beim Etikettieren der Leistungszuwachs nach Einschaltung regelmäßiger 10 Minutenpausen bei der schnellsten Gruppe 8%, bei der mittleren 13% und bei der langsamsten 17%.

Am vorteilhaftesten erwies sich die Einführung von Pausen bei schwerer körperlicher Arbeit, bei monotoner Arbeit und bei fortgesetzt sitzender oder stehender Haltung. Der fördernde Einfluß der Pausen auf die Leistung macht sich bisweilen auch schon *vor* der Pause bemerkbar.

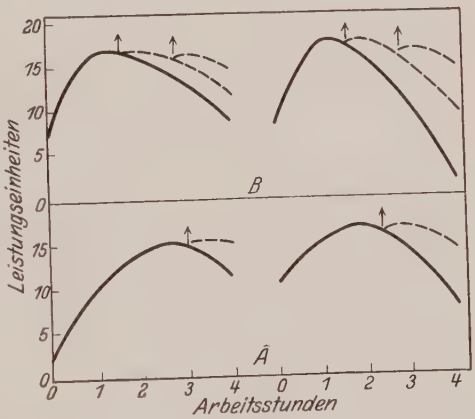


Abb. 205. Die Lage der Ruhepausen durch den Pfeil ↑ bezeichnet.

Viele Untersuchungen erstrecken sich auf die *optimale Pausenlänge*. Es wirken hierbei gegensinnig Übungsverlust und Erholung. Bei verschiedenen Arbeitsvorgängen wird deshalb auch die optimale Pausenlänge verschieden sein. In dieser Weise sind auch die zum Teil widersprechenden Ergebnisse bei verschiedenen Arbeitstypen zu erklären. Im allgemeinen schwankt die in praktischen Betrieben übliche Pausendauer von 5—15 Minuten (in seiner letzten Arbeit[2] hält VERNON im allgemeinen eine 10 Minutendauer für die günstigste Regelung). Auch die zweckmäßigste *Gestaltung* der Pausen dürfte mit der Art der Arbeit wechseln; bisweilen wird absolute Ruhe, bisweilen auch Bewegungspausen als günstig angesehen. Auf jeden Fall scheint während der Pausen ein Haltungswechsel angebracht (VERNON). Auch darin stimmen die verschiedenen Untersucher überein, daß regelmäßige und autorisierte Pausen günstiger wirken als freiwillige und unregelmäßige von gleicher Dauer. Die beobachteten Leistungssteigerungen betreffen alle die Quantität der Leistung, jedoch sind Anhaltspunkte vorhanden, daß auch die Qualität durch Herabsetzung der Arbeitszeit bzw. Einführung von Pausen gehoben wird (VERNON).

Es sei auch noch darauf hingewiesen, daß derartige Untersuchungen sich stets auf eine größere Anzahl von Arbeitern erstrecken und hierdurch nur allgemeinere Bedeutung und Beweiskraft gewinnen. Die beobachteten individuellen Differenzen sind hierbei häufig sehr große. Man kann auf Grund derartiger Untersuchungen demnach nur ein durchschnittliches Optimum festlegen. Praktisch dürfte dies auch für die meisten Fälle ausreichen, da ja die Pausen im praktischen Betriebe gar nicht individuell geregelt werden können, vielmehr eine all-

---

[1] VERNON, BEDFORD u. WARNER: Industr. Fat. Res. Board, Rep. Nr 25.
[2] VERNON: Industr. Fat. Res. Board, Rep. Nr 47 (1928).

gemeine Durchschnittsnorm erzielt werden muß. Ob sich nun derartige Maßnahmen bewähren, müssen direkte physiologische Untersuchungen oder Krankheits- bzw. Sterbestatistiken erweisen. Doch ist der Zeitraum nach der Einführung der Reformen meist noch zu kurz, um zu sicheren Statistiken zu kommen.

Auch die Frage der *Bedingungen*, unter denen die Arbeit verrichtet wird, speziell die Frage des Einflusses von Temperatur und Feuchtigkeit, ist an Hand von Leistungskurven von VERNON untersucht worden[1]. Es zeigt sich, daß in den Fällen, wo keine oder nur ungenügende Durchlüftung stattfindet, in den heißen Sommermonaten die Produktion zu einem Minimum absinkt (Weißblechgewerbe); durch gute Ventilation kann dieses Absinken ausgeschaltet werden.

Arbeitsunterbrechungen.

Während der industriellen Arbeit pflegen wiederholte Unterbrechungen einzutreten, die in „freiwillige" und „unfreiwillige" Unterbrechungen geschieden werden können. Die „unfreiwilligen" Unterbrechungen sind bedingt durch Warten auf Material oder Werkzeugzufuhr usw., die „freiwilligen" wohl meist durch das Erholungsbedürfnis. VERNON, BEDFORD und WARNER[2] untersuchten systematisch die Abhängigkeit der Länge der Arbeitsunterbrechungen von der Schwere der Arbeit. Sie unterteilten die verschiedenen Arbeitstypen in die 5 Stufen: sehr leicht, leicht, mäßig, schwer, sehr schwer. Jede dieser Stufen zerfiel wieder in 3 Gruppen, z. B. mäßige Arbeit in -3; 3; $3+$. Obwohl die Einteilung rein subjektiv vorgenommen wird und die Übergänge von einer Gruppe zur anderen fließend sind, besteht doch bei der großen Erfahrung der Autoren die Wahrscheinlichkeit, daß innerhalb etwas weiterer Grenzen die Gruppierung der Arbeitstypen ungefähr richtig wird. VERNON und seine Mitarbeiter fanden nun die interessante Tatsache, daß bei den sehr verschiedenen Arbeitstypen, die in die *gleiche Stufe* eingeordnet waren, eine große Übereinstimmung in der Länge der freiwilligen Pausen bestand. So fanden sie, daß innerhalb der Stufe 3 die sehr verschiedenen Arbeitstypen: Straßenbau, Transportarbeit, Pflügen, Werftarbeit, Mauern mit großer Übereinstimmung freiwillige Arbeitsunterbrechungen von einer Dauer von 11 Minuten pro Stunde aufwiesen. Bei regelmäßigem Arbeitscharakter sind auch die freiwilligen Arbeitsunterbrechungen in Häufigkeit und Dauer regelmäßig, umgekehrt bei wechselndem Arbeitscharakter unregelmäßig. Bei Stücklohn sind die freiwilligen Pausen gewöhnlich kürzer als bei ähnlicher Arbeit im Zeitlohn, aber auch hier sind die Pausen häufig. Natürlich müssen auch die unfreiwilligen Pausen bei derartigen Untersuchungen Berücksichtigung finden, da ja auch innerhalb derselben eine Erholung stattfindet; VERNON stellt aber bei Kohlenarbeitern durch Vergleich der Arbeitsintensität und der restierenden freiwilligen Pausen fest, daß der Erholungswert der unfreiwilligen Pausen nur ein Fünftel desjenigen der freiwilligen beträgt. Besonders gut übereinstimmende Resultate beim Vergleich der bei den Kohlenarbeitern sehr wechselnden Länge der unfreiwilligen Pausen erhielt VERNON demnach, wenn er ein Fünftel der Dauer der unfreiwilligen Pausen zu der Gesamtdauer der freiwilligen addierte. VERNON und Mitarbeiter stellten nun fest, daß zwischen der körperlichen Schwere einer Arbeit und der Dauer der Arbeitsunterbrechungen eine Beziehung besteht (ähnliche Beobachtungen sind auch bereits von TAYLOR mitgeteilt), und zwar nimmt die Pausendauer pro Stunde mit der Schwere der Arbeit zu.

Folgende Übersichtstabelle, der Arbeit von VERNON und Mitarbeitern entnommen, enthält die betreffenden Resultate. (Die großen Unterschiede bei den

---

[1] VERNON: Industr. Fat. Res. Board, Rep. Nr 11.
[2] VERNON, BEDFORD u. WARNER: Industr. Fat. Res. Board, Rep. Nr 41 (1927).

Tabelle 8. Ruhepausen bei verschiedenen Beschäftigungen.

Beschäftigung	Charakter der Arbeit	Tages- oder Stücklohn	Ermüdung	Anzahl der untersuchten Vp.	Anzahl der untersuchten Arbeitsstunden	Ruhepausen pro Stunde in Minuten		Arbeitsminuten pro Stunde
						freiwillig	unfreiwillig	
Ackerbau: Eggen	sehr regelmäßig	Tageslohn	3	3	4	8,1	0	51,9
Ackerbau: Rollen	,,	,,	3	2	4	8,1	0	51,9
Ackerbau: Pflügen mit Pferden	,,	,,	3+	9	13	14,6	0	45,4
Straßenbau usw.: Aufbauen der Straße	,,	,,	3+	10	14	11,9	0	48,1
Straßenbau usw.: Auflesen und Schaufeln von Sand	,,	,,	3+	5	7	12,4	0	47,6
Straßenbau usw.: Schaufeln von Erde in Wagen	,,	,,	3+	8	11	11,5	0	48,5
Straßenbau usw.: Schaufeln von Sand in Eimer	ziemlich regelmäßig	,,	3+	6	7	9,9	9,1	41,0
Straßenbau usw.: Schaufeln von Erde und Fahren von Schubkarren	,,	,,	3+	5	7	8,0	0	52,0
Bauen: Ziegellegen (Mauern)	ziemlich unregelmäßig	,,	3+	5	7	11,1	0	48,9
Dockarbeit: Ausladen von Bauholz	ziemlich regelmäßig	,,	4—	5	10	11,9	0	48,1
Dockarbeit: Ausladen von Säcken	,,	,,	4—	6	12	10,5	0	49,5
Schuhfabrikation: Überziehen der Schuhe	,,	Stücklohn	3	4	35	2,7	15,3	42,0
Schuhfabrikation: Halten nach der Befestigung	,,	,,	3+	6	52	2,4	5,1	52,5
Schuhfabrikation: Nivellierung	,,	,,	3+	4	35	3,5	11,1	45,4
Pechladen: Abnehmen	,,	,,	4	18	(2 Tage)	—	—	34,0
Pechladen: Einfüllen	,,	,,	4	12	,,	—	—	38,3
Bergwerk: Arbeiter an den Kohlenflözen	sehr unregelmäßig	,,	4—4+	138	220	5—9	1—13	53—38
Rollen von Zinnplatten: Arbeiter im Rückstand	regelmäßig	,,	4	6	7	7	14	39
Rollen von Zinnplatten: zweite Helfer	,,	,,	4	6	7	5	20	35
Rollen von Zinnplatten: erste Helfer	,,	,,	4+	6	7	7	20	33
Rollen von Zinnplatten: Roller	,,	,,	4+	6	7	7	7	46
Rollen von Zinnplatten: Heizer	,,	,,	4+	6	7	7	17	36
Rollen von Zinnplatten: Verdoppler	,,	,,	5—	6	7	5	23	32

Kohlenarbeitern erklären sich durch die sehr wechselnden Arbeitsbedingungen). VERNON untersuchte weiterhin den Einfluß von Temperatur und Feuchtigkeit (Katathermometer) auf die Länge der freiwilligen Pausen bei Kohlenarbeitern und fand mit dem Absinken des Katawertes eine Zunahme der Dauer der Arbeitsunterbrechungen (s. Tab. 9 und 10, S. 542).

Verbrauch an Arbeitern.

Falls industrielle Arbeit zu einer übermäßigen Beanspruchung des Arbeiters führt, der er auf die Dauer nicht gewachsen ist, so wird ein häufiger Arbeitswechsel zu erwarten sein, entweder vom Unternehmer aus, weil die Anforderungen nicht erfüllt werden, oder vom Arbeitnehmer aus, weil er sich überanstrengt fühlt. Demgemäß kann der Abgang von Arbeitern als ein indirekter Weg zur Bestimmung des Einflusses industrieller Arbeit gewertet werden unter der Voraussetzung,

Tabelle 9. Arbeitsfähigkeit in Beziehung zum nassen Kata-Wert.

Mittlerer nasser Kata-Wert	Arbeitszeit pro Std. in Min.	Zeit zum Füllen eines Eimers Min.	Vergleich der Produktionsergebnisse
18,6	52,7	8,0	52,7 ÷ 8,0 = 6,59 = 100
14,6	53,3	8,6	53,3 ÷ 8,6 = 6,20 = 94
12,9	51,0	8,5	51,0 ÷ 8,5 = 6,00 = 91
10,8	50,0	9,2	50,0 ÷ 9,2 = 5,43 = 82
9,0	48,0	9,1	48,9 ÷ 9,1 = 5,37 = 81
6,4	37,6	9,6	37,6 ÷ 9,6 = 3,92 = 59

Tabelle 10. Ruhepausen in Beziehung zum nassen Kata-Wert (Abkühlungsvermögen).

Reihenfolge der nassen Kata-Werte (Abkühlungsvermögen)	Beobachtungen		Ruhepausen pro Stunde in Minuten				Zeit für die Füllung eines Eimers in Minuten[1]	Temperatur		Abkühlungsvermögen (Kata-Wert)		Luftgeschwindigkeit (Fuß pro Min.)	Gefühl der Frische	Effektive Temperatur
	Zahl der Vp.	Zahl der Eimer	freiwillig	unfreiwillig	Plaudern	total		trockenes Thermometer	nasses Thermometer	trocken	naß			
19—16	10	6	4,4	1,8	1,1	7,3	8,0	73,5	66,0	5,6	18,6	87	4,4	65,8
15—14	16	8	5,0	0,7	1,0	6,7	8,6	70,1	65,6	4,8	14,6	34	3,7	65,8
13—12	17	9	5,4	2,7	0,9	9,0	8,5	81,7	73,6	3,1	12,9	46	2,9	75,3
11—10	47	28	5,0	3,7	1,3	10,0	9,2	80,8	74,1	2,8	10,8	25	2,4	75,8
9— 8	42	21	7,3	3,1	0,7	11,1	9,1	82,4	76,2	2,4	9,0	18	1,4	77,8
7— 5	6	3	8,1	12,4	1,9	22,4	9,6	86,2	79,3	1,7	6,4	10	0,7	81.2

daß die fortgesetzte Anstrengung eine verminderte Fähigkeit zur Arbeitsleistung verursacht. Exakte statistische Untersuchungen über diese Frage existieren noch nicht und sind wohl auch schwer zu erhalten. Einmal spielen bei dem Arbeitswechsel auch — abgesehen vom Grade der körperlichen Anstrengung — wirtschaftliche Gründe eine maßgebende Rolle (Konjunkturwechsel u. ä.), andererseits kann ein Arbeitswechsel — besonders in den ersten vier Monaten — auch auf mangelnden Übungsgewinn zurückzuführen sein (Vernon). Als ein Beispiel zu diesem Problem sei die sehr gut bezahlte und sehr schwere Arbeit des Masselzerschlagens erwähnt; es handelt sich hier wohl um die körperlich schwerste industrielle Arbeit, die es gibt. Diese Arbeit kann nur wenige Jahre hindurch fortgesetzt werden (pers. Mitt. von Ascher). Alles in allem können wir wohl mit Collis und Greenwood darin übereinstimmen, daß in allen Fällen, wo innerhalb von drei Monaten mehr als 20% der Eingetretenen abgehen, eine besondere Untersuchung angestellt werden sollte.

Der sehr häufige Arbeitswechsel etwa in den Fordschen Betrieben sollte demnach zu denken geben.

Unfallrate.

Mit dem Problem der Unfallrate und ihrer Abhängigkeit von den Arbeitsbedingungen befaßt sich eine ausgedehnte Reihe von Untersuchungen. Eine

[1] Die Beziehungen zwischen den nassen Kata-Werten und den Arbeitszeiten (in Minuten) für die Füllung eines Eimers lassen sich — nach der Methode der kleinsten Quadrate berechnet — durch folgende Gleichung einer Geraden darstellen:

$$y = -0{,}1531\,x + 10{,}67\,.$$

Die Neigung der Geraden ist durch den Koeffizienten 0,1531 gegeben, und der wahrscheinliche Irrtum dieser Neigung $\left(\text{berechnet nach der Formel } 0{,}67449\,\frac{\sigma_y}{\sigma_x}\sqrt{\frac{1-r^2}{N}}\right)$ beträgt 0,045. Das Ansteigen der Arbeitszeit mit dem Abfall der nassen Kata-Werte ist deshalb beweiskräftig.

kurze Übersicht mit Literaturangaben findet sich in der schon wiederholt herangezogenen Arbeit von COLLIS und GREENWOOD. Auch auf diesem Gebiete verdanken wir VERNON[1] und NEWBOLD[2] sehr systematische Untersuchungen. Wir beschränken uns hier auf die Mitteilung der Schlüsse, die COLLIS und GREENWOOD aus den vorliegenden Untersuchungen ziehen. Die Unfallrate verändert sich Stunde für Stunde in einer gewissen Abhängigkeit von der Produktionsintensität, ohne daß sich aber eine feste, gesetzmäßige Beziehung hierzu nachweisen ließe. Ausgesprochene Ermüdung vergrößert die Häufigkeit der Unfälle, aber aus der Unfallsrate kann nicht auf einen bestimmten Ermüdungsgrad geschlossen werden. Allenfalls erscheint ein vielfaches Überwiegen der Unfälle am Nachmittag gegenüber am Morgen ein Hinweis, weitere Forschungen über Ermüdung durch andere Untersuchungen vorzunehmen. Es sei auch noch darauf hingewiesen, daß nach psychologischen Untersuchungen eine persönliche Veranlagung zu Unfällen nachweisbar ist.

V. Physiologische Arbeitsrationalisierung mittels der direkten Methoden.

Zur Rationalisierung schwerer und mittelschwerer industrieller Arbeit stehen uns als bestgeeignete Methode die Messungen des O_2-Verbrauchs und der CO_2-Ausscheidung (bzw. des hieraus zu berechnenden Calorienverbrauchs) zur Verfügung. Es ergibt sich für die physiologische Arbeitsrationalisierung demnach die Aufgabe, die Höhe und den Verbrauch des O_2-Verbrauchs möglichst optimal zu gestalten, d. h. den Energieverbrauch einzuschränken und die Bedingungen für die O_2-Aufnahme zu verbessern, wovon das letztere auf eine Verminderung des Anteils an statischer Arbeit hinausläuft. Wir verfügen hier über von ATZLER und dem Verfasser inaugurierte Methoden, die mit Hilfe von Respirationsversuchen die Erfassung einer statischen Durchsetzung einer Arbeit ermöglichen (vgl. Abschnitt „Energieumsatz bei körperlicher Arbeit"). Bei der physiologischen Arbeitsrationalisierung wird man in erster Linie derart vorzugehen haben, daß der Energieverbrauch bei einem Arbeitstyp unter verschiedenen Arbeitsbedingungen festgestellt und hieraus die günstigsten Arbeitsbedingungen ermittelt werden. Das erste Beispiel einer systematischen Untersuchung eines Arbeitselementes (belastetes Gehen) bildet wohl die klassische Arbeit von ZUNTZ und SCHUMBURG: „Physiologie des Marsches" (Berlin 1902). Die Berechtigung, in der Einschränkung des Energieverbrauchs ein maßgebendes Ziel der Arbeitsphysiologie zu sehen, entnehmen wir indirekt den Arbeiten von ASCHER, auf die bereits eingegangen wurde (s. S. 535).

Die Einschränkung des Energieverbrauchs bei industrieller Arbeit wird in vielen, aber nicht allen Fällen einer Erhöhung des Wirkungsgrades gleichkommen.

Ein Beispiel mag dies kurz erläutern: Es besteht beim Formen die Aufgabe, Sand auf die Formfläche zu bringen, was meist dadurch gelöst wird, daß Sand auf eine durch die Formstative gegebene Höhe geschaufelt wird. Die optimale Hubhöhe für den Wirkungsgrad beim Schaufeln sei 1,20 m, während natürlich der absolute Energieverbrauch trotz Verschlechterung des Wirkungsgrades um so geringer ist, je niedriger die Hubhöhe ist. Da unser Bestreben dahin geht, den Energieverbrauch beim Formen nach Möglichkeit einzuschränken, so ist hier also die niedrigere Hubhöhe trotz schlechteren Wirkungsgrades arbeitsphysiologisch die beste Anordnung.

Derartige Beispiele sind sehr zahlreich; man kann etwa folgendermaßen verallgemeinern, daß in allen Fällen, in denen die geleisteten m-Kg *nicht* als solche in die technische Arbeitsleistung eingehen, es lediglich darauf ankommt, die *technische*

[1] VERNON: Industr. Fat. Res. Board, Rep. Nr 19.

[2] NEWBOLD: Industr. Fat. Res. Board, Rep. Nr 34; vgl. auch FARMER u. CHAMBERS: Ebenda Rep. Nr 38.

Arbeitsleistung bei möglichst niedrigem Energieverbrauch zu bewältigen, gleichgültig, ob der gefundene minimale Energieverbrauch dem günstigsten Wirkungsgrad entspricht oder nicht; bei dem gewählten Beispiel des Formens ist es gleichgültig, wieviel Kilogramm beim Schaufeln geleistet werden, da der Arbeiter wie das Werk ja nur für die technische Arbeitsleistung, d. h. den geformten Kasten bezahlt wird. Demgegenüber gibt es aber auch viele Arbeitsformen, in denen die geleisteten Kilogramm in der technischen Arbeit direkt zum Ausdruck kommen; z. B. wenn als technischer Selbstzweck (nicht als Hilfsarbeit!) eine bestimmte Menge Sand auf eine gegebene Höhe geschaufelt oder wenn eine bestimmte Last (ohne Zuhilfenahme maschineller Kräfte) fortbewegt werden soll usw.

Obwohl der erste Versuch einer Rationalisierung auf Grund der Messung des Energieverbrauchs durch Zuntz und Schumburg bereits 27 Jahre zurückliegt, sind die meisten bisherigen Beispiele arbeitsphysiologischer Rationalisierung mittels Respirationsversuchen erst nach dem Kriege (in Deutschland vor allem vom Berliner Institut für Arbeitsphysiologie unter Atzlers Leitung) ausgeführt worden. Atzler ging von der ähnlichen Vorstellung wie Gilbreth aus, daß die komplizierten industriellen Arbeitsvorgänge sich auf einfache Bewegungstypen zurückführen lassen. Während Gilbreth über 100 einfachere Arbeitselemente annimmt, schätzt Atzler deren Anzahl nur auf 35; diese Diskrepanz ist wohl so zu erklären, daß Atzler in seiner Analyse weiter geht als Gilbreth und einige der Gilbrethschen Bewegungsformen in noch einfachere Elementarbewegungen auflöst. Atzler nimmt nun an, daß es gelingen müßte, die günstigsten Bedingungen für jeden industriellen Beschäftigungstyp zusammenzustellen, wenn die günstigsten Bedingungen (optimaler Wirkungsgrad) für die verschiedenen Varianten bei den einzelnen Arbeitselementen ermittelt worden sind. Atzler und seine Mitarbeiter sind nun seit einer Reihe von Jahren damit beschäftigt, systematisch die optimalen Bedingungen für die einzelnen Arbeitselemente festzustellen, und es sind bereits eine nicht unbeträchtliche Anzahl derselben untersucht worden. Freilich ist von hier der Weg zur Synthese der komplizierten industriellen Arbeitsbedingungen noch weit und die Schwierigkeiten nicht unbeträchtlich; jedoch scheinen diese durchaus nicht unüberwindlich.

Als eine der Hauptschwierigkeiten sei hervorgehoben, daß bei industrieller Beschäftigung am gleichen Arbeitsplatz und Arbeitsgerät häufig verschiedene Arbeitselemente zur Anwendung kommen, für die die optimalen Bedingungen verschiedene sein können. Man wird sich in diesem Falle wohl nach dem wichtigsten, d. h. am meisten Energie verzehrenden Arbeitselement zu richten haben.

Eine gewisse Einschränkung bilden auch die häufig anderen Temperaturen und Feuchtigkeitsverhältnisse in den Fabriken als im Laboratorium, in welchem ja die Standardversuche ausgearbeitet werden. Die vielfach im praktischen Betriebe abweichenden Arbeitsbedingungen können gewiß die im Laboratorium gefundenen Verhältnisse beeinflussen; doch ist anzunehmen, daß auch diese Beeinflussung — z. B. Einfluß hoher Umgebungstemperatur — in gesetzmäßiger Weise erfolgt, so daß dadurch lediglich als weitere Aufgabe (als weitere Variante des betreffenden Arbeitselementes) resultiert, den Einfluß wechselnder Temperatur, Feuchtigkeit usw. auf den Wirkungsgrad zu untersuchen.

Ein anderer Weg, der vom Verfasser eingeschlagen wurde, ist der, direkt im praktischen Betriebe den Energieverbrauch bei dem jeweiligen Beschäftigungstyp zu messen und durch Variation einiger Arbeitsbedingungen die praktisch erreichbare günstigste Arbeitsform festzustellen. Meist wird dies darauf hinauslaufen, die besonders ungünstigen Arbeitselemente herauszufinden und auszuschalten.

Dieser Weg ist zwar viel mehr auf das vorliegende praktische Beispiel gerichtet und beschränkt, doch lassen sich auch hier wertvolle Verallgemeinerungen gewinnen. Der Zeitaufwand für eine im praktischen Betriebe vorgenommene arbeitsphysiologische Rationalisierung ist dagegen erheblich kürzer als die systematische

Durchuntersuchung eines Arbeitselementes, zumal auch der Faktor der Übung fortfällt, da derartige Untersuchungen ja nur am geübten Arbeiter ausgeführt werden können. Natürlich müssen sich diese Versuche mit den Laboratoriumsversuchen ergänzen, denn gerade mittels der direkten Versuche im Betriebe kann man die Ergebnisse der Laboratoriumsversuche auf ihre Verallgemeinerung, die ja praktisch von außerordentlicher Wichtigkeit ist, nachprüfen. Es ist in diesem Zusammenhange von Interesse, daß der Verfasser bei den einzelnen Arbeitselementen des Formens zum Teil eine gute Übereinstimmung mit ähnlichen im ATZLERschen Institut untersuchten Arbeitselementen feststellen konnte.

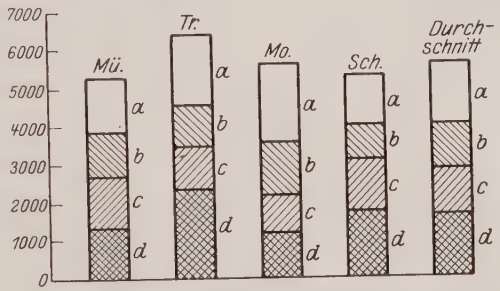


Abb. 206. Individuelle Verschiedenheiten des Cal.-Verbrauchs beim Formen und seinen Elementen (vgl. hierzu Tab. 13, S. 546).

Derartige arbeitsphysiologische Untersuchungen sind mit einem so beträchtlichen Zeitaufwand verbunden, daß es nur möglich ist, an einer sehr beschränkten Anzahl von Versuchspersonen diese Versuche auszuführen. Es muß daher diskutiert werden, wie weit Verallgemeinerungen aus den erhaltenen Resultaten statthaft sind, denn streng genommen ist natürlich das erhaltene Ergebnis nur für die jeweilige Versuchsperson gültig. Individuelle Verschiedenheiten sind selbstverständlich zu erwarten; daß bei zunehmender Belastung bei verschiedenen Versuchspersonen der Anstieg des Calorienverbrauchs in verschiedener Neigung erfolgt (s. Abb. S. 569), ist von ATZLER selbst hervorgehoben und sogar als funktionelle Eignungsprüfung vorgeschlagen worden. Man wird sich demnach davor hüten müssen, die gefundenen optimalen Verhältnisse als starres allgemein gültiges Schema hinzustellen. Die bisher vorliegenden Erfahrungen zeigen aber doch, daß trotz der individuellen Schwankungen Verallgemeinerungen zulässig sind. So ergab sich bei zwei dem Habitus nach mäßig verschiedenen Mitarbeitern von ATZLER hinsichtlich der optimalen Geschwindigkeit beim Kurbeln ein sehr ähnliches Verhalten. HEBESTREIT und der Verfasser führten Versuche an vier konstitutionell weit erheblicher differierenden Versuchspersonen (Größenunterschiede von 158,5—186,4 m, Gewichtsdifferenzen von 48—75 kg) am horizontalen Zug bei verschiedener Körperstellung aus. Auch hier äußerte sich die verschiedene Belastung in einem durchaus ähnlichen, fast kongruenten Kurvenverlauf, wenn auch die absoluten Werte, der verschiedenen Konstitution entsprechend, sich unterscheiden (s. Abb. 207). Auch vom englischen Fatigue Research Board[1] angestellte Untersuchungen über das Tragen von Lasten an zwei konstitutionell sehr verschiedenen Versuchspersonen ergab, wie Tabelle 11 zeigt, sehr ähnliche Werte.

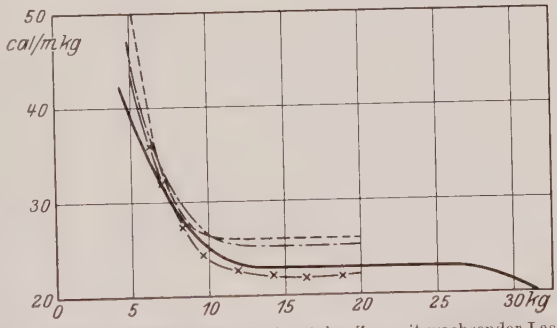


Abb. 207. Cal mkg beim horizontalen Zug mit wachsender Last bei 4 konstitutionell sehr verschiedenen Vp.

[1] BEDALE u. CATHCART: Industr. Fat. Res. Board, Rep. Nr 29 u. 44.

Tabelle 11.

Last (Lbs.)	Versuchsperson A	Versuchsperson B	Versuchsanordnung	Last (Lbs.)	Versuchsperson A	Versuchsperson B	Versuchsanordnung
	Calorien bei Transp. von 1 kg pro 1 m horizontal. Weg				Calorien bei Transp. von 1 kg pro 1 m horizontal. Weg.		
20	0,52	0,50	Tragen vorn mit beiden Händen	20	0,50	0,52	Tragen auf der Hüfte
30	0,52	0,51		30	0,51	0,58	
40	0,51	0,55		40	0,59	0,63	
50	0,50	0,53		50	0,66	0,63	

Ein weiterer Umstand, der gleichfalls von Atzler hervorgehoben wurde, begünstigt noch die Möglichkeit der Verallgemeinerung: Das Optimum der Arbeitsbedingungen erstreckt sich fast stets über eine ziemlich breite Zone; die an einer Versuchsperson ermittelten optimalen Bedingungen werden daher auch für die meisten anderen Versuchspersonen dem Optimum nahe kommen. Aus den Versuchen von Atzler und Mitarbeitern sei folgende Tabelle[1] angeführt, aus der die Breite der optimalen Zone für das Kurbeln ersichtlich ist.

Tabelle 12.

Arbeit an der Kurbel mit 36,6 cm langem Kurbelradius in mkg pro Umdrehung					
6,5	13,0	19,5	26,0	32,5	
27,8	16,5	13,8	14,4	16,5	cal/mkg
26,1	15,5	13,9	13,5	14,6	
17,0	13,5	12,4	12,1	14,2	
22,2	18,4	18,5	20,5	22,2	

Für die vorliegende Frage ist es naturgemäß wichtiger, wie sich die individuellen Unterschiede im praktischen Betriebe verhalten. Es lassen sich hier ja nicht die exakten Versuchsbedingungen wie im Laboratorium innehalten; dies und der kompliziertere Bewegungsablauf bei der industriellen Beschäftigung lassen im Betriebe größere individuellen Unterschiede erwarten als im Laboratorium. Verf. und Dolgin führten (Versuche bisher unveröffentlicht) eine derartige Untersuchungsreihe an 4 Versuchspersonen bei der Arbeit des Formens durch; es handelte sich um geübte, erfahrene Arbeiter. Tab. 13 bzw. Abb. 206 zeigen aus

Tabelle 13. Prozentanteil der einzelnen Arbeitselemente am Gesamtverbrauch bei den verschiedenen Versuchspersonen.

Arbeitselement	Mü.	Tr.	Mo.	Sch.	Durchschn.
Schwenken und Pressen (*a*)	20,7	28,9	36,7	27,1	29,6
Abstreichen (*b*)	22,8	17,9	25,5	17,1	20,5
Schaufeln (*c*)	25,7	36,0	17,7	23,7	21,3
Transport (*d*)	24,8	36,0	20,6	32,1	28,4

den Ergebnissen die nicht unbeträchtlichen individuellen Unterschiede beim Formen hinsichtlich des Anteils der einzelnen Arbeitselemente am Gesamtverbrauch; auch der absolute Energieverbrauch beim Formen und seinen Elementen wies beträchtliche individuelle Verschiedenheiten auf. Man kann wohl zusammenfassend sagen, daß gröbere Unterschiede des Wirkungsgrades bei Variation der Arbeitselemente wahrscheinlich auch für andere Versuchspersonen zutreffen, daß es aber, besonders für Verallgemeinerungen im praktischen Betrieb, sehr ratsam erscheint, die Untersuchungen an mindestens 3 Versuchspersonen vorzunehmen.

[1] Atzler: Erg. Physiol. **1928**, 720.

Wie ATZLER hervorhebt, ist zweifellos der sicherste Weg, den Gültigkeitsbereich der aus den Respirationsversuchen gewonnenen Regeln zu umgrenzen, die wissenschaftliche Auslegung der arbeitsphysiologischen Respirationsversuche. „Man muß den Gründen dafür nachspüren, warum in dem einen Fall der Wirkungsgrad ein günstiger, im anderen Fall ein ungünstiger ist."

1. Rationalisierung von Arbeitselementen.

Wir werden im folgenden nicht auf alle überhaupt untersuchten Arbeitstypen eingehen können, sondern müssen uns auf die wichtigsten von ihnen beschränken. Bei der Besprechung der einzelnen Arbeitselemente halten wir uns, soweit diese aus dem ATZLERschen Institut hervorgegangen sind, im allgemeinen an die kürzlich erschienene Zusammenstellung von ATZLER in den „Ergebnissen der Physiologie 1928".

Drehen an einer Kurbel. Das Drehen an einer Kurbel wurde von ATZLER, HERBST, G. LEHMANN und MÜLLER untersucht. Variiert wurden die Höhe der Kurbelachse über dem Boden, der Kurbelradius, die pro Umdrehung geleistete äußere Arbeit (Belastung) und die Geschwindigkeit.

Bei diesem wie bei allen anderen bisher untersuchten Arbeitselementen fällt gewöhnlich bei jeder Anwendung mit zunehmender Belastung der Energieverbrauch pro Meterkilogramm äußerer Arbeit bis zu einem Minimum, um dann, bei weiter wachsender Belastung, wieder anzusteigen. Das hängt damit zusammen, daß mit steigender äußerer Arbeit der Anteil des Energieverbrauchs der Leerbewegung an dem gesamten Calorienverbrauch geringer wird, worauf an anderer Stelle (s. Abschnitt „Energieumsatz") eingegangen wurde. Je größer der Anteil der „Leerbewegung" ist, um so ausgeprägter wird sich diese Gesetzmäßigkeit zeigen, d. h. um so rascher sinkt der Calorienverbrauch pro Meterkilogramm äußerer Arbeit. Diese Gesetzmäßigkeit zeigt sich beim Kurbeln bei jeder Kombination von Kurbelhöhe und -radius. Das Ansteigen jenseits des Minimums wird meist auf Heranziehung von Hilfsmuskulatur zurückgeführt. Doch dürfte Verstärkung der willkürlichen Impulse und damit des Erregungsumsatzes in den Hauptmuskelgruppen selbst auch eine maßgebende Rolle spielen.

Die optimale Belastung steigt ziemlich proportional der Länge des Kurbelradius, d. h. daß es eine optimale Arbeit pro Längeneinheit der zurückgelegten Kurbelstrecke gibt; sie beträgt pro Meter Kurbelperipherie 11 mkg.

Die optimale Belastung sinkt im allgemeinen mit der Achsenhöhe ab, was damit erklärt wird, daß bei einer niedrigen Achsenhöhe nicht nur die Armmuskulatur, sondern auch der Oberkörper auf die Kurbel unterstützend einwirken kann (günstige Ausnützung des Körpergewichtes).

Bei dem größten Radius schwanken die optimalen Höhen für die verschiedenen Belastungen nur wenig; jedoch differieren sie um so mehr, je kleiner der Radius wird. Auch hier dürfte der Grund in der für die verschiedenen Anordnungen verschiedenen Ausnutzungsmöglichkeit der Oberkörpermuskulatur liegen.

Die Geschwindigkeit wurde in den weiten Grenzen von 6—90 Umdrehungen pro Minute variiert. Es ergab sich interessanterweise, daß bei den verschiedenen Anordnungen die optimale Umdrehungsgeschwindigkeit fast die gleiche war, und zwar 30—35 Umdrehungen pro Minute. Die optimale Zone hat hierbei einen ziemlich breiten Spielraum. JASCHWILI[1] ergänzte kürzlich diese Untersuchungen, indem er durch Anbringen und Fortnehmen von Bleiringen das Trägheitsmoment des Systems dreifach variierte, wobei sich die Trägheitsmomente wie 7,09:3,67:0,45 verhielten. Auch hier war die optimale Umdrehungszahl stets 30 pro Minute, d. h., daß das Trägheitsmoment für die Lage des Geschwindigkeitsoptimums belanglos ist (s. Abb. 208). Wichtig ist dagegen der Einfluß des Träg-

[1] JASCHWILI: Z. Arb.physiol **1**, 199 (1928).

heitsmomentes für den *Wirkungsgrad* bei den *verschiedenen* Geschwindigkeiten. Am günstigsten wird dann gearbeitet, wenn dem System beim Abwärtskurbeln so viel kinetische Energie zugeführt wird, daß die Kurbel gleichsam von selbst wieder zum höchsten Punkt gelangt. Die lebendige Kraft muß also im Vergleich zur Arbeitsleistung groß sein. Wird bei gleicher äußerer Arbeit einmal langsamer und das andere Mal schneller gedreht, so ist bei niedriger Umdrehungsgeschwindigkeit der Wirkungsgrad um so besser, je größer das Trägheitsmoment ist. Natürlich gilt das nur innerhalb gewisser Grenzen; unterschreitet die Trägheit ein gewisses Maß, so spielt sie für die Ökonomie keine wesentliche Rolle mehr.

Bei Geschwindigkeiten oberhalb der optimalen Zone genügt schon eine relativ geringe Trägheit, um günstige Arbeitsbedingungen zu schaffen. Wird hierbei ein zu hohes Trägheitsmoment gewählt, so verschlechtert sich der Wirkungsgrad dadurch, weil offenbar viel Korrekturarbeit notwendig ist, um die hier besonders schwer zu vermeidenden Unregelmäßigkeiten im Drehen auszugleichen.

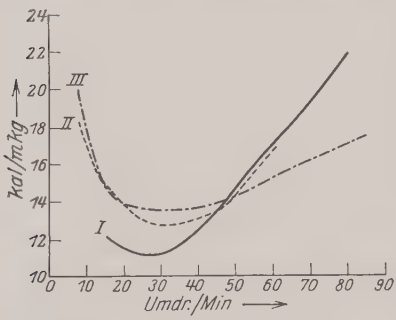


Abb. 208. Einfluß von 3 verschiedenen Trägheitsmomenten (*I—III*) auf den Cal.-Verbrauch beim Kurbeln mit Veränderung der Geschwindigkeit. (Nach Jeschwilj.)

Die vorliegenden Untersuchungen befassen sich mit der Frage, wie sich der Energieverbrauch für das *Aufrechterhalten* der Geschwindigkeit beim Kurbeln gestaltet. Die Resultate wären also dort übertragbar, wo das Kurbeln als Dauerarbeit geleistet wird. In manchen Fällen mag allerdings die Kurbelstrecke relativ kurz sein, so daß die Beschleunigungsarbeit überwiegt. Hierfür aber dürften wiederum andere Gesetzmäßigkeiten vorliegen.

Unbelastetes Gehen. Das unbelastete Gehen spielt arbeitsphysiologisch eine verhältnismäßig untergeordnete Rolle. Es ist Gegenstand vieler und gründlicher Untersuchungen gewesen (Zuntz[1], Durig, Brezina und Kolmer[2], Benedict und Murschhauser[3], Liljestrand[4], Studer[5], doch wurde eine systematische Variation von Schrittfrequenz und Schrittlänge über einen großen Bereich hauptsächlich von Magne und von Atzler und Herbst[6] vorgenommen. Für die 1,76 m große Versuchsperson in den Versuchen von Atzler und Herbst ergab sich (abgesehen von der niedrigsten Schrittfrequenz 50), daß der Energieverbrauch pro Meter Weg mit von 45—90 cm zunehmender Schrittlänge zunächst abnimmt, ein Minimum durchläuft und dann wieder ansteigt. Bei der niedrigsten Schrittfrequenz kommt nur der Anstieg zur Beobachtung. Die optimale Zone ist um so ausgedehnter, je höher die Schrittfrequenz ist. Das relative Optimum rückt mit zunehmender Schrittfrequenz von den kleineren zu den größeren Schrittlängen. Bei mittleren Schrittfrequenzen ist der absolute Wert des Optimums am günstigsten.

Als absolutes Optimum ergab sich in den Versuchen von Atzler und Herbst eine Schrittfrequenz von 87,5/Minute und eine Schrittlänge von 58,7 cm; in den Versuchen von Magne 90 Schritte bzw. 70 cm. Die Differenz der Schrittlänge wird auf anthropometrische Verschiedenheiten zurückgeführt.

Es ergab sich, daß die Versuchsperson beim gewöhnlichen Gehen eine Zusammenstellung von Schrittfrequenz und Schrittlänge wählt, die dem Optimum recht nahe kommt.

---

[1] Zuntz u. Durig: Zitiert auf S. 543.
[2] Brezina u. Kolmer: Biochem. Z. **63**, 170 (1914).
[3] Benedict u. Murschhauser: Carn. Inst., Publ. 231 (1915).
[4] Liljestrand u. Stenström: Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.) **39**, 1 (1920).
[5] Studer: Pflügers Arch. **212**, 105 (1926).
[6] Atzler u. Herbst: Z. Arb.physiol. **1**, 54 (1928).

Auch über den Einfluß der Neigung der Bahn (Steigarbeit) befassen sich mehrere Untersuchungen. Auch hier verdanken wir ZUNTZ und DURIG klassische Untersuchungsreihen. Der Energieverbrauch für die eigentliche Steigarbeit wurde hierbei derart berechnet, daß der für die horizontale Fortbewegung für die gleiche Strecke bei der gleichen Versuchsperson entfallende Verbrauch vom Gesamtverbrauch abgezogen wird. Die Berechtigung eines derartigen Verfahrens erscheint insofern zweifelhaft, als der Bewegungsablauf beim horizontalen Gehen und beim Steigen durchaus verschieden ist. SIGRIST[1] fand, daß der Umsatz pro Geheinheit (Transport von 1 kg um 1 m Weg) bis zu einer Neigung von 28° fast linear mit der Neigung ansteigt, bei größeren Neigungen überwiegt dagegen die Umsatzsteigerung. Es verschlechtert sich demnach der Wirkungsgrad der Steigarbeit, der bei geringer Neigung 33% beträgt, bei großen Neigungen. Dagegen erweist sich der Energieverbrauch für das Steigen als unabhängig von der Geschwindigkeit des Gehens.

FAILLIE und LANGLOIS[2] untersuchten den Energieverbrauch beim *Abwärts*schreiten auf schiefer Ebene bei Neigungen bis 25° und fanden das Optimum bei einer Neigung von 15°. (Untersuchungen von MAGNE[3] erstrecken sich nur bis zu einer Neigung von 15°.)

Untersuchungen über den Energieverbrauch beim Treppensteigen verdanken wir WALLER und DE DECKER[4], die allerdings nur die CO_2-Ausscheidung maßen, PEABODY und STURGIS[5], COLLETT und LILJESTRAND[6], und vor allem BENEDICT und PARMENTER[7] (an 12 Versuchspersonen). Für das Aufwärtssteigen finden BENEDICT und PARMENTER für das vertikale Kilogrammeter einen durchschnittlichen Verbrauch von 9.3 cal. (= Wirkungsgrad von 25%), für das Abwärtssteigen den recht beträchtlichen Verbrauch von 3,9 cal. BENEDICT und PARMENTER berechnen, daß eine Versuchsperson von 60 kg für das Steigen auf einer Treppe von 3 m (15 Stufen zu 20 cm) dieselbe Energiemenge benötigt wie für einen horizontalen Weg von 46,8 m, während das Abwärtsgehen auf der gleichen Treppe einem horizontalen Gang von 15,5 m entspricht.

Tragen von Lasten. Untersuchungen über belastetes Gehen erfolgten von ZUNTZ und SCHUMBURG, BENEDICT und MURSCHHAUSER, DURIG, BREZINA und KOLMER, CATHEART und Mitarbeitern, BEDALE und Mitarbeitern, ATZLER und HERBST[8]. Für die arbeitsphysiologische Fragestellung sind hier am wertvollsten die vom Industrial Fatigue Research Board ausgeführten Untersuchungen von CATHEART und BEDALE, auf deren Wiedergabe wir uns hier vorzugsweise beschränken.

BEDALE untersuchte das Tragen von Lasten in folgenden Körperstellungen:

1. Doppelarmiges Halten der Last vorn.
2. Dieselbe Stellung, Unterstützung durch Bänderzug um den Nacken.
3. Verteilung der Last auf zwei Bündel, Halten mit herabhängenden Armen.
4. Tragen der Last auf dem Kopf.
5. Einseitig auf der Schulter.
6. Einseitig auf der Hüfte.
7. Auf dem Rücken (als Rucksack).
8. Auf dem Joch (2 Eimer an einer Jochstange).

---

[1] SIGRIST: Pflügers Arch. **212**, 741 (1926).
[2] FAILLIE u. LANGLOIS: C. r. Acad. Sci. Paris **177**, 353 (1923).
[3] MAGNE: J. Physiol. et Path. gén. **18**, 1154 (1920).
[4] WALLER u. DE DECKER: J. of Physiol. **1918**, I II, 1; **1919**, I III, I III, I XVII, I XXII.
[5] PEABODY u. STURGIS: Arch. int. Med. **29**, 277 (1922).
[6] COLLETT u. LILJESTRAND: Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.) **14**, 17 (1929).
[7] BENEDICT u. PARMENTER: Amer. J. Physiol. **84**, 675 (1928).
[8] ATZLER u. HERBST: Zitiert auf S. 548.

Folgende Tabelle enthält die Resultate bei steigender Belastung:

Tabelle 14.

Stellung	20 lbs	Stellung	30 lbs	Stellung	40 lbs	Stellung	50 lbs	Stellung	60 lbs
6	121	6	133	6	135	1	142	5	144
7	118	7	120	2	122	6	141	—	—
4	109	4	116	4	121	7	137	—	—
2	103	5	113	1	120	3	137	—	—
1	100	2	111	7	120	2	131	—	—
3	99	1	109	5	—	4	131	—	—
5	90	3	101	3	110	5	122	—	—
8	82	8	89	8	94	8	97	8	97

Wir sehen, daß das Tragen auf dem Joch durchweg die günstigste Anordnung darstellt, womit auch das subjektive Gefühl der Anstrengung übereinstimmt. Das Tragen in Bündeln und das doppelarmige Tragen vorn verhalten sich im allgemeinen ungünstiger mit wachsender Belastung, umgekehrt das Tragen auf dem Rücken, auf der Schulter und angedeutet auch auf der Hüfte günstiger. Die Gründe hierfür dürften teils in besserer Ausnutzung der „Leerarbeit" liegen, teils in der mit zunehmender Belastung wachsenden Balancierarbeit, um den Schwerpunkt über den Füßen zu halten. Bei einer Wiederholung der Untersuchungen von Cathcart, auf die schon hingewiesen wurde, ergaben sich ähnliche Verhältnisse, wenn auch einige Differenzen in der Reihenfolge, besonders in den einen mittleren Energieverbrauch erfordernden Stellungen. Untersuchungen von Atzler und Herbst beim Tragen von Lasten ergaben für alle Belastungen bei verschiedenen Geschwindigkeiten ein Optimum von 65 m/Min.; die optimale Zone war um so breiter, je geringer die Last war. Andere Autoren[1] fanden in früheren Untersuchungen dagegen ein Gleichbleiben des Energieverbrauchs bis zu Marschgeschwindigkeiten von 80 m/Min.; darüber hinaus erst ein Ansteigen. Atzler erklärt die Diskrepanz damit, daß in den früheren Arbeiten der Einfluß von Schrittfrequenz *und* Schrittgröße auf den Energieverbrauch nicht genügend berücksichtigt wurde.

Tabelle 15.

Art des Tragens	Optimal. Gewicht in kg
Zweihändig steil	30
„ schräg	9
Einhändig steil links . . .	10—11
„ „ rechts . .	14
„ schräg links . .	4,5
„ „ rechts .	4,5

Die Tabelle 15 zeigt die optimalen Gewichte in Kilogramm für die Art des Tragens in den Versuchen von Atzler und Herbst. Aus den Untersuchungen folgt, daß beim einhändigen schrägen Tragen das optimale Gewicht nur halb so groß ist als bei zweihändigem Tragen, obwohl bei einhändigem Tragen erheblich mehr Balancierarbeit zu leisten ist. Die statische Muskelarbeit, die die Seitwärtsbewegung des Rumpfes abbremst, verschlechtert demnach den Wirkungsgrad nur unwesentlich.

Horizontaler Stoß. Einarmige Stoßbewegung. G. Lehmann[2] führte das rechtsarmige Stoßen derart aus, daß das Stoßen entweder im Ellbogengelenk bei fixiertem Körper, also lediglich mit der Armmuskulatur ausgeführt wurde, oder es wurde bei gestrecktem Arm das Stoßen durch die Schulter-, Rumpf- und Beinmuskulatur vorgenommen. Es ergab sich, daß bei kleinen Lasten vorteilhafter nur mit der Armmuskulatur gearbeitet wird, bei größeren dagegen vorteilhafter mit der Rumpf- und Beinmuskulatur. Der schlechte Wirkungsgrad der reinen

[1] Atzler u. Herbst: Zitiert auf S. 548.
[2] Lehmann, G.: Pflügers Arch. **215**, 329 (1927).

Armarbeit mit nur 10% wird auf die sehr große notwendige Versteifungsarbeit des Rumpfes zurückgeführt. Bei Variation der Exkursionsweite erhielt LEHMANN ein Optimum bei einer mittleren Länge von ca. 70 cm. Die Erklärung wird darin gesucht, daß nur bei mittlerer Exkursionsweite die lebendige Energie am besten ausgenutzt wird. Bei kleiner Exkursionsweite muß während der ganzen Stoßbewegung gedrückt werden, bei mittlerer dagegen nur am Anfang. Es ist also allgemein günstiger, der zu bewegenden Masse eine größere Anfangsbeschleunigung zu geben und die kinetische Energie für die Weiterbewegung auszunutzen als mit gleichbleibender Kraft die Masse in Bewegung zu halten.

Die optimale Griffhöhe (für die 171,7 cm große Versuchsperson) betrug 140 cm.

Vergleichsuntersuchungen mit dem linken Arm ergaben fast identische Verhältnisse.

Doppelarmige Stoßbewegung. Beim doppelarmigen Stoßen ist die optimale Arbeitsleistung natürlich nicht doppelt so groß wie beim einarmigen; ein Teil der Arbeit wird ja von Rumpf- und Beinmuskulatur geleistet, folglich muß das Optimum für zweiarmige Arbeit, für eine Hand berechnet, niedriger liegen als für zweiarmige Arbeit.

Horizontaler Zug. Beim einarmigen Zug ergibt sich die gleiche (ebenfalls nach G. LEHMANN) optimale Exkursionsweite und Griffhöhe wie beim Stoßen. Dagegen ist der optimale Wirkungsgrad und die optimale Kraftleistung beim Ziehen wesentlich höher als beim Stoßen. Der Grund liegt in der verminderten Versteifungsarbeit und in der besseren Ausnutzung des Körpergewichts.

Gewichtheben. In den Untersuchungen von ATZLER, HERBST, LEHMANN und MÜLLER[1] wurden beim Gewichtheben außer der Belastung die Ausgangshöhe und die Hubhöhe variiert. Es werden bei den verschiedenen Ausgangshöhen sehr verschiedene Muskelgruppen in Aktion gesetzt. Auch hier durchläuft bei allen Anordnungen mit steigendem Gewicht der Energieverbrauch pro Meterkilogramm ein Minimum. Das optimale Gewicht sinkt mit steigender Ausgangshöhe, was auf die schlechtere Ausnutzung der Leerarbeit (die ja beim Bücken am größten ist) zurückgeführt werden kann. Besonders ungünstig sind die größten Hubhöhen, weil hier die Last über die Unterstützungsfläche des Körpers hinausgehoben werden muß, wodurch eine sehr große Versteifungsarbeit notwendig wird. Das Optimalgewicht hat hier einen sehr niedrigen Wert. Die optimale Hubhöhe steigt demnach mit sinkendem Gewicht an.

Ziehen von Wagen. Untersuchungen über die Fortbewegung von Lasten auf Wagen (Ziehen und Schieben) verdanken wir RINGELMANN[2], KURZE und SCHULHOF[3]. ATZLER und HERBST[4] fanden beim doppelarmigen Ziehen am Deichselgriff eine sehr ausgesprochene Abhängigkeit von der Geschwindigkeit; nur bei der optimalen Schrittzahl kann ökonomisch gearbeitet werden. Bei geringer Belastung spielt die optimale Schrittfrequenz zwar eine geringere Rolle, doch ist hier allgemein der Wirkungsgrad schlechter als bei größeren Belastungen. Von großem Einfluß auf den Energieverbrauch bei Zieharbeit ist auch die Höhe des Handgriffs, wie aus Tabelle 16 hervorgeht. Es ergibt sich, daß eine Handgriffhöhe über dem Boden von 100 cm die günstigste Anordnung darstellt. Beim Ziehen am Doppelgriff bilden die Arme mit dem nach vorn geneigten Rumpf einen Winkel, dem durch die eingeschränkte Beweglichkeit im Schultergelenk eine obere Grenze gesetzt ist. Werden die Arme noch weiter gehoben, so kann

[1] ATZLER, HERBST, LEHMANN u. MÜLLER: Pflügers Arch. **208**, 184 (1925).
[2] RINGELMANN: Ann. Just. agronom. (2) **12**, H. 1 (1913).
[3] KURZE u. SCHULHOF: Industr. Psychotechn. **2**, 1, 6 (1925).
[4] ATZLER u. HERBST: Pflügers Arch. **215**, 291 (1927).

der Winkel nicht mehr vergrößert werden, sondern der Rumpf wird noch weiter nach vorn gebeugt. Bei dieser Haltung können die Strecker und Beuger des Oberschenkels nicht in vollem Umfang zur Arbeitsleistung herangezogen werden; auch ist hier die Gleichgewichtshaltung erschwert. Bei zu niedriger Anordnung des Handgriffs kann dagegen der Körper nicht in die optimale schräge Lage gebracht werden. Die Handgriffshöhe ist dann richtig gewählt, wenn die Rumpfhaltung die Innehaltung der optimalen Schrittfrequenz und -länge ermöglicht, was bei einer Rumpfneigung von ca. 60° gegen die Horizontale und einem Winkel zwischen Arm und Rumpf von 25—28° zutrifft.

Tabelle 16.

Gewicht	Handgriffshöhe über dem Boden		
	85 cm	100 cm	115 cm
kg	cal/mkg	cal/mkg	cal/mkg
10,27	11,78	10,67	11,48
11,64	11,27	10,21	11,70
13,56	10,92	9,76	11,16
16,06	10,94	9,90	11,21

Das Ziehen mit *beiderseitigem Schulterzug* (wobei ein mit dem Zugseil verbundener Gurt um beide Schultern geschlungen ist) ist ökonomischer als das Ziehen mit einseitigem, was leicht auf den unvorteilhaften Bewegungsablauf bei einseitigem Schulterzug zurückgeführt werden kann. Das Ziehen mit beiderseitigem Schulterzug erweist sich auch günstiger als das doppelarmige Ziehen an der Deichsel, besonders bei schwererer Belastung. Dies wird darauf zurückgeführt, daß beim doppelseitigen Schulterzug der Rumpf leichter in diejenige schräge Stellung gebracht werden kann, bei der die Kraft der abstoßenden Beinmuskulatur am besten ausgenützt wird.

Der *linksseitige Schulterzug* ergab günstigere Wirkungsgrade als der rechtsseitige. Die Ursache liegt wohl darin, daß bei dem linksseitigen Schulterzug das rechte Bein stärker beansprucht wird; bei der betreffenden Versuchsperson war auch das rechte Bein muskelkräftiger, was wohl auch allgemein die Regel sein dürfte.

Schieben von Wagen. Auch hier durchläuft der Energieverbrauch pro Einheit äußerer Arbeit wie bei den anderer Arbeitselementen mit wachsender Belastung ein Minimum, nur bei der höchsten Griffhöhe von 175 cm über dem Boden sinkt der Energieverbrauch bis zur höchsten Belastung. Es ist von Interesse, daß beim Schieben eine sehr viel breitere Optimalzone für die Griffhöhe vorhanden ist als beim Ziehen. Im Vergleich zum beiderseitigen Schulterzug, der die günstigste Form des Ziehens darstellt, erweist sich das Schieben als noch wesentlich günstiger, da das Gewicht des nach vorn fallenden Körpers besser ausgenutzt werden kann.

Die vorliegenden Untersuchungen von ATZLER und HERBST befassen sich vorwiegend mit dem Energieverbrauch für die Aufrechterhaltung der Geschwindigkeit, d. h. für Fortbewegung von Lasten über größere Strecken. Für Fortbewegung über kürzere Strecken macht der Faktor der Beschleunigungsarbeit am Anfang und der Bremsarbeit am Schluß der Arbeitsleistung einen beträchtlichen Anteil aus, so daß er näher berücksichtigt werden muß. Dies ist in Untersuchungen von CROWDEN[1] geschehen, der den *Transport von Ziegeln auf Schubkarren* untersuchte. Die Untersuchungen von CROWDEN stellen auch insofern eine wesentliche Bereicherung dar, als die Anordnung der Last auf dem Schubkarren sowie der Bau derselben berücksichtigt wurden. Es ergeben sich hieraus sehr viele Varianten, und es kann nur auf die wichtigsten Ergebnisse hier eingegangen werden, im übrigen sei auf die Originalarbeit verwiesen.

[1] CROWDEN: Industr. Fat. Res. Board, Rep. Nr 50 (1928).

Der Energieverbrauch beim Transport auf Schubkarren kann unterteilt werden in den Energieverbrauch zur Aufrechterhaltung der Geschwindigkeit und den für das Anfahren und Anhalten der Last. Je länger der Weg ist, eine um so geringere Rolle spielt der zweite Faktor (Gravity and Acceleration factor). So beträgt bei einer Wegstrecke von 50 m der Energieverbrauch allein für das Anfahren und Anhalten 29,3% des totalen Arbeitsumsatzes, wovon 7,75% auf das Heben und Senken der Griffe, 21,55% auf die Beschleunigung und Verlangsamung entfallen. Es ergibt sich hieraus die Forderung nach möglichst ununterbrochenen Transportstrecken. Für die Innehaltung der günstigsten Bedingungen sind maßgebend: Möglichkeit der Gleichgewichtskontrolle mit minimalster Spannung an den Armen durch die Last (optimale Verteilung der Ziegel); Anpassung der Griffhöhe an die Handhöhe des Arbeiters, optimale Geschwindigkeit.

Die *optimale Körperstellung* für die Anfangsbeschleunigung eines belasteten Wagens, die also die Möglichkeit zu maximaler Kraftentfaltung bietet, scheint nach den Untersuchungen von Kurze und Schulhof sowie von Ringelmann der doppelseitige Schulterzug rücklings zu sein.

Schaufeln. Wenzig[1] untersuchte den Energieverbrauch beim Schaufeln, wobei er sich auf folgende Aufgabe beschränkte: „Wie muß sich der Arbeitsprozeß gestalten, wenn ein Wagen, dessen Höhe variiert werden kann, möglichst rationell mit Sand vollgeschaufelt werden soll?“ Die geschaufelten Lasten variieren von 0.29—13,9 kg, die Hubhöhen von 0,5—2,5 m. Es handelt sich bei der von Wenzig gewählten Anordnung um ein Werfen der Last, was für viele andere Schaufeltypen nicht zutrifft. Es zeigte sich, daß die gebräuchlichste Wurfhöhe von 1 m besonders unökonomisch ist und daß sowohl darüber wie darunter günstigere Arbeitsformen vorkommen. Es handelt sich hier jedoch lediglich um den Wirkungsgrad, der absolute Energieverbrauch steigt von den kleineren zu den größeren Wurfhöhen an. Die Gründe hierfür werden in dem Verhalten des Abwurfwinkels und dem dadurch bedingten Bewegungsablauf gesucht.

Beim Beladen eines Wagens von etwa 2 m Höhe mit lockerer Erde würde die handelsübliche Schaufelform mit einer Stiellänge von 64 cm und der Durchschnittsbelastung von 10 kg dem Optimum nahekommen. Wachsen dagegen die Wurfhöhen, z. B. beim Ausheben eines Grabens, so erweist sich ein Wechsel der Schaufelhaltung als vorteilhaft: bis zu 1 m Wurfhöhe Angreifen der rechten Hand 48 cm vom Tüllenrand, bis zu 2 m Wurfhöhe 64 cm vom Tüllenrand.

Anschließend sei auch noch auf die Untersuchungen von Amar[2] bezüglich des Feilens und auf die Untersuchungen von Derlitzki und Huxdorf[3] hinsichtlich der Rationalisierung landwirtschaftlicher Arbeit hingewiesen. Wegen Platzmangels kann hierauf nicht ausführlicher eingegangen werden. Die sehr gründlichen Amarschen Untersuchungen haben an Aktualität eingebüßt, da das grobe Feilen immer mehr durch Maschinen ersetzt wird, während das Präzisionsfeilen, welches noch für lange Zeit Bedeutung haben wird, durch die Amarschen Untersuchungen nicht erfaßt wird. Die Untersuchungen von Derlitzki und Huxdorf basieren vorläufig noch auf einem zu geringen Material, so daß sich ein abschließendes Urteil noch nicht gewinnen läßt. Auch von Farkas, Geldvich und Szakáll sind kürzlich einige Elemente landwirtschaftlicher Arbeit untersucht, ohne daß sich hieraus Gesichtspunkte zur Rationalisierung ergeben[4]. Wichtig für die Frage der äußeren Umgebung und ihrer Rückwirkung auf den Arbeitsvorgang sind die Untersuchungen von Laird[5]. Laird untersuchte den

---

[1] Wenzig: Z. Arb.physiol. **1**, 154 (1928).
[2] Amar: Le motor humain. Paris 1913.
[3] Derlitzki u. Huxdorf: Landarbeit **4**, Nr 3 (1927).
[4] Farkas, Geldvich u. Szakáll: Z. Arb.physiol. **1**, 466 (1929).
[5] Laird: J. ind. Psychol. **4**, 251 (1929).

Einfluß von Lärm auf den Calorienverbrauch beim Schreibmaschinenschreiben. Bei den 4 untersuchten Versuchspersonen betrug die Steigerung des Calorienverbrauchs bei der Arbeit, deren Dauer auf 2 Stunden festgesetzt war, in guter Übereinstimmung durchschnittlich 51% des Ruhewertes; bei der gleichen Arbeit und gleichzeitigem Lärm dagegen 71% des Ruhewertes.

2. Untersuchungen im Betriebe.

Es ist erklärlich, daß die Anzahl der in praktischen Betrieben mit Hilfe von Respirationsversuchen durchgeführten Untersuchungen zwecks Arbeitsrationalisierung geringfügig ist im Verhältnis zu der weit größeren Zahl der im Laboratorium durchgeführten Untersuchungen. Es existierte hier bisher nur — abgesehen von den Versuchen von Waller und de Decker, die lediglich die CO_2-Ausscheidung bestimmten — eine russische Untersuchungsserie über die Montage von Eggen von Kagan, Dolgin und Mitarbeitern und Untersuchungen des Verfassers über das Formen.

Beiden Untersuchungen liegt die praktisch sehr bedeutungsvolle Fragestellung zugrunde, wie die durch Verbesserung der Maschinen und der Arbeitsorganisation erzielte technische Leistungssteigerung den Energieverbrauch beeinflußt.

Bei der industriellen Rationalisierung sind zwei Faktoren vorhanden, die in gegensinniger Beziehung den Kraftverbrauch bei der Arbeit beeinflussen: Ersatz der Körperkraft durch maschinelle Krafterzeugung wirkt ersparend, die zunehmende Arbeitsintensität erhöhend auf den Kraftverbrauch des Arbeiters. Es ist eine im Augenblick viel diskutierte Frage, ob die zunehmende Arbeitsintensität den zunehmenden Ersatz der Körperkraft durch Maschinen überkompensiert. Verallgemeinerungen von einem Arbeitstyp auf den anderen dürfen natürlich nicht gezogen werden, vielmehr erscheint in jedem Falle eine besondere Untersuchung notwendig.

In der Fabrik von Bamberger, Leroi & Co. in Frankfurt a. M., in welcher der Verfasser[1] seine Untersuchungen anstellte, waren die Bedingungen hierzu insofern besonders günstig, als bei der fortschreitenden technischen Rationalisierung die Arbeit des Formens noch nebeneinander in drei verschiedenen Stadien in Anwendung war, wie sie dem technischen Fortschritt entsprachen. Auch war die Untersuchung insofern dankbar, als das Formen einen der wichtigsten industriellen Arbeitstypen darstellt. Als „Formen" wird derjenige Arbeitsvorgang bezeichnet, durch welchen dem Formsand die Negativform gegeben wird, in die dann in der Gießerei das flüssige Metall hineingelangt. Der technische Fortschritt beim Formen lag nun darin, daß das Festpressen des Sandes in immer vollkommenerer Weise geschah: bei dem primitiven Arbeitstyp (I) manuelles Feststampfen des Sandes mit Hilfe eines Stempels (s. Abb. 209), bei der nächsten Stufe (Arbeitstyp II) Pressen des Sandes durch Schwunghebelübertragung (s. Abb. 210), wobei der Formkasten gegen einen Deckel geschleudert wird, als letzte und technisch vollkommenste Stufe die Bedienung einer hydraulischen Presse (s. Abb. 211). Die technische Arbeitsleistung verhält sich dabei wie 120:180:320.

Abgesehen von dieser Hauptarbeit sind noch eine Reihe von Nebenarbeiten vorhanden, wie das Schaufeln des Sandes auf die Formkästen, Zutransport der leeren (Gew. 10 kg, Weglänge 2 m) und Abtransport der vollen (Gew. 23 kg, Weglänge 1 m) Kästen, Abstreichen des die Kanten überragenden gepreßten Sandes mit Hilfe eines Eisenstabes usw. usw.

[1] Simonson: Z. Arb.physiol. 1, 503 (1929).

Abb. 212 zeigt den Vergleich des Calorienverbrauchs bei den drei Arbeitstypen, und es ergibt sich die interessante und wichtige Tatsache, daß die Beanspruchung des Arbeiters, d. h. der Energieverbrauch pro Minute, um so größer ist, je weiter vorgeschritten die technische Rationalisierung ist. In diesem Falle überwiegt also tatsächlich hinsichtlich der Beanspruchung des Arbeiters die gesteigerte Arbeitsintensität über die maschinelle Vervollkommnung. Daß es lediglich die gesteigerte Arbeitsintensität ist, die hierfür verantwortlich ist, wird dadurch bewiesen, daß der Calorienverbrauch pro Arbeitsstück mit der fortschreitenden Rationalisierung absinkt. Die beabsichtigte arbeitsphysiologische Rationalisierung müßte darauf ausgehen, die Arbeitsbedingungen derart umzugestalten, daß die technisch größtmöglichste Arbeitsleistung nicht mit einer Vermehrung, sondern womöglich mit einer Verminderung der Beanspruchung des Arbeiters erfolgt. Zu diesem Zwecke untersuchte der Verfasser die verschiedenen Arbeitselemente, aus denen sich der komplexe Arbeitsvorgang des Formens zusammensetzt und fand für die wichtigsten von ihnen die in der Abb. 213 wiedergegebene Größenordnung. Berechnet man den Anteil der „Nebenarbeiten", als welche das Schaufeln, Abstreichen und Transport zusammengefaßt werden, so zeigt es sich, daß der Anteil am Gesamtverbrauch um so stärker wird, je weiter vorgeschritten der technische Rationalisierungsprozeß ist (s. Abb. 214). Die Nebenarbeiten gehen als solche ja nicht in die technische Arbeitsleistung ein, und Arbeitnehmer wie Arbeitgeber werden ja nur für die technische Arbeitsleistung bezahlt, haben also beide an der Beseitigung der Nebenarbeiten das stärkste Interesse. Es erweist sich nun, daß in unserem Falle die arbeitsphysiologische Rationalisierung, d. h. die Beseitigung der Nebenarbeiten um so notwendiger wird, je weiter vorgeschritten die technische Rationalisierung ist. Abb. 215 zeigt das Verhalten des Energieverbrauchs pro Minute bei Fortfallen des Schaufelns und Abstreichens bzw. beim Fortfallen auch des Transportes; hierbei ist der Energieverbrauch am niedrigsten bei der technisch vollkommensten Arbeitsstufe, es decken sich also hier technische und arbeitsphysiologische Rationalisierung. Durch diese Versuche ergab sich die Anregung, die Nebenarbeiten beim Formen umzugestalten.

Abb. 209.

Abb. 210.

Abb. 211.

Abb. 209 bis 211. Technische Rationalisierung des Formens; Arbeitstyp *I—III*.

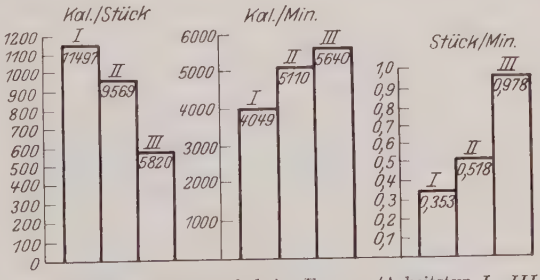


Abb. 212. Energieverbrauch beim Formen (Arbeitstyp *I—III* 19. 3. 1928).

Technisch kamen hierfür nur das Schaufeln und Abstreichen in Frage. Die Untersuchungen wurden in dieser Richtung von Dolgin und Verf. fortgesetzt. Das Schaufeln wurde dadurch ersetzt, daß neben dem Arbeitsstand in gleicher

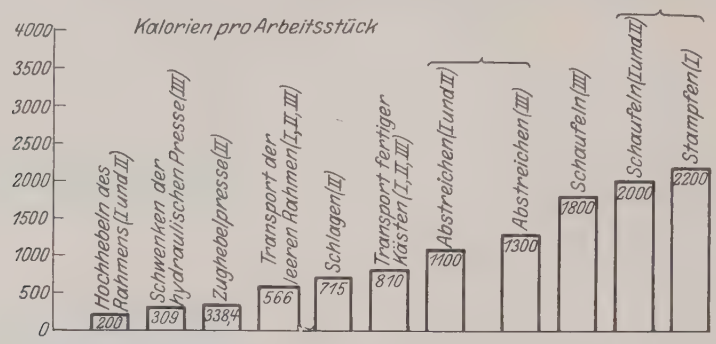


Abb. 213. Energieverbrauch bei den einzelnen Arbeitselementen des Formens.

Höhe wie dieser ein Tisch aufgestellt wurde, auf dem der Sand anstatt auf dem Boden lag. Der Arbeiter hatte dabei den Sand mit seinem Arm auf den Arbeits-

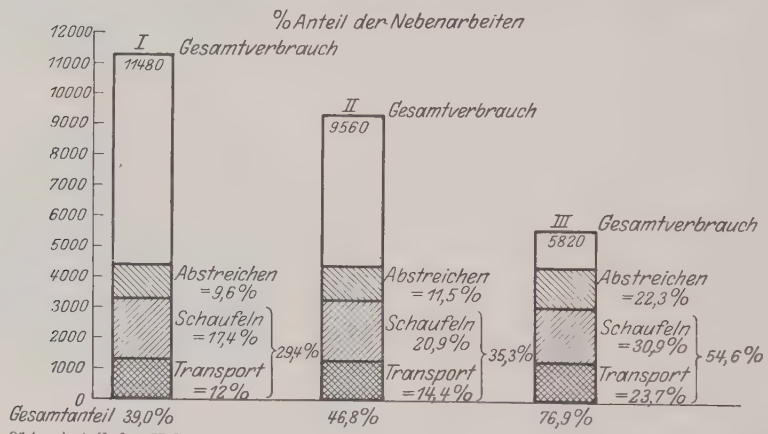


Abb. 214. Anteil der Nebenarbeiten am Gesamtverbrauch des Formens bei den drei Arbeitstypen.

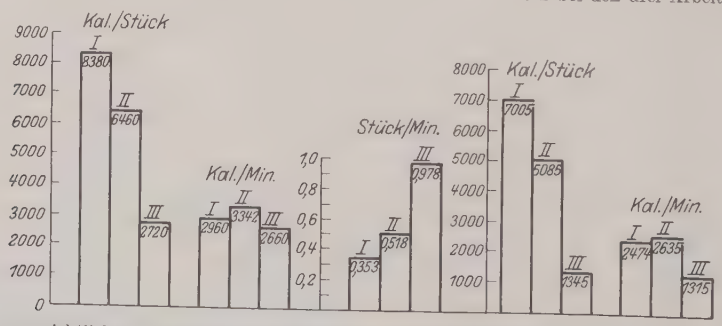


Abb. 215. Voraussichtlicher Verbrauch bei Arbeitstyp *I—III* bei Beseitigung des Schaufelns und Abstreichens bzw. des Schaufelns, Abstreichens und des Transportes bei gleicher Arbeitsintensität wie Abb. 212.

stand zu streifen. Wir erzielten hierbei eine Herabsetzung des auf das Einfüllen des Sandes kommenden Energieverbrauchs um 80%! Beim Abstreichen ersetzten wir den bisher gebräuchlichen vierkantigen Eisenstab durch einen dreikantigen, nach vorn ausgehöhlten Eisenstab und durch einen dreikantigen Holzstab mit

scharfer Metallschneide. Die an vier Arbeitern vorgenommenen Versuche ergaben eine Einsparung des auf das Abstreichen entfallenden Energieverbrauchs von 40—50%. Diese Versuche erscheinen auch deshalb wertvoll, weil aus ihnen hervorgeht, mit wie geringen Mitteln sich wesentliche Verbesserungen und Erleichterungen erzielen lassen.

Die Untersuchungen von Kagan, Dolgin und Mitarbeitern[1] beschränken sich demgegenüber auf Feststellung des Einflusses der durch die Einführung von Fließarbeit veränderten Arbeitsoperationen auf den Energieverbrauch. Die Anregung zu arbeitsphysiologischen Verbesserungen war hier allerdings geringer, weil die technische Arbeitsrationalisierung hier mit günstiger Beeinflussung des Energieverbrauchs verbunden war. Bei der Fließarbeit findet sich eine weitgehende Arbeitsteilung, wobei, wie Tabelle 17 zeigt, die einzelnen Arbeitsoperationen den Arbeiter außerordentlich verschieden beanspruchen; aber selbst bei dem anstrengendsten Arbeitselement 9 ist der Calorienverbrauch pro Stunde mit 206,8 Cal. noch ersichtlich niedriger als der durchschnittliche Calorienverbrauch pro Stunde beim Handmontieren mit 246,4 Cal.

Tabelle 17. Der mittlere spezifische Energieaufwand in 1 Stunde (in Cal.) bei Fließ- und Handmontierung von Eggen.

	Cal.
A. Operationen der Fließmontage:	
1. Auflegen der Scheiben	36,1
2. Aufschrauben der Muttern	51,7
3. Einstellen der Zähne	77,9
4. Befestigen der Scherben	104,5
5. Auflegen der Zickzackschienen	107,7
6. Aufschrauben mittels eines Schlüssels	113,3
7. Auflegen der Querschienen	140,5
8. Übertragen der Eggen	174,9
9. Anziehen und Remonte	206,8
B. Handmontieren	246,4

Bei Berechnung des Energieaufwandes pro Arbeitseinheit (Egge) ergibt sich bei Fließarbeit 14,94—19 Cal., durchschnittlich 17 Cal., bei Handmontage pro Egge 36,76—49,69 Cal., durchschnittlich 42 Cal., so daß also pro Egge bei der Handmontage durchschnittlich 2,3 mal soviel Energie verbraucht wird als bei Fließarbeit. Die Ursache dürfte in dem durch die Arbeitszerteilung bedingten Fortfall vieler Nebenbewegungen liegen. Hier also war die Steigerung der Arbeitsintensität nicht so groß, daß die durch die bessere Arbeitsorganisation bewirkte Ersparnis ausgeglichen wurde. Eine arbeitsphysiologische Rationalisierung hätte sich hier den Arbeitselementen 7 bis 9 zuwenden müssen.

Den Einfluß des Ersatzes von Körperkraft durch Maschinen berühren auch die Untersuchungen von Langworthy und Barott[2], die den Energieverbrauch beim Handnähen, Nähmaschine mit Fußantrieb und elektrischem Antrieb verglichen. Beim Handnähen ist der Energieverbrauch bei Ausführung von 18 Stichen pro Minute 4,3—5,6 Cal. pro Stunde; bei 30 Stichen pro Minute 7,2 Cal. pro Stunde. Beim elektrischen Antrieb der Nähmaschine liegt der Energieverbrauch pro Stunde mit 8,3 Cal. etwas höher; am ungünstigsten schneidet das Nähen auf einer Nähmaschine mit Fußantrieb mit 33,6 Cal. pro Stunde ab. Hingegen erfährt der Energieverbrauch pro Meter Naht (beim Handnähen 1,5 Cal.) bei der Nähmaschine mit Fußantrieb eine Herabsetzung auf 0,7 und bei dem elektrischen Antrieb auf 0,15 Cal. Auch bei diesem Beispiel wird die Calorienersparnis durch die erhöhte Arbeitsintensität überkompensiert; beim Nähen mit der Nähmaschine mit elektrischem Antrieb allerdings in so geringem Maße, daß hier in Anbetracht der großen Leistungssteigerung die günstigste arbeitsphysiologische Form vorliegt.

Rationalisierung unter Berücksichtigung des Erholungsverlaufes.

Es wurde an früherer Stelle der große Einfluß der Bewegungen auf die Restitutionsgeschwindigkeit während der Arbeit hingewiesen. Ermüdend wirkt

[1] Kagan, Dolgin, Kaplan u. a.: Arch. f. Hyg. **100**, 336 (1928).
[2] Langworthy u. Barott: Amer. J. Physiol. **59**, 376 (1922).

in erster Linie die Anhäufung der bei der Arbeit sich bildenden Milchsäure und die Erschöpfung des Energiedepots, ein Vorgang, dem die oxydative Restitution entgegenwirkt. Es ergibt sich hieraus die Aufgabe, einen Arbeitsvorgang derart zu leiten, daß die Erholungsgeschwindigkeit während desselben optimal verläuft. Praktisch läuft dies auf eine Beseitigung der statischen Arbeit, die in erster Linie die Restitution hemmt, hinaus. Vom Verfasser wurde ein Verfahren angegeben, mittels dessen die Erholungsgeschwindigkeit während der Arbeit (RK') berechnet werden kann. Als Kriterium der Zuträglichkeit einer Arbeit kann daher die Höhe der RK' angesehen werden. Auch von Atzler wurde — auf der Grundlage der Zergliederung in Teilwirkungsgrade — ein Verfahren ausgearbeitet, welches einen Anhaltspunkt für die statische Durchsetzung einer Arbeit liefert (s. Beitrag „Energieumsatz"). Tatsächlich fand Atzler beim Vergleich von Arbeitselementen ziemlich erhebliche Unterschiede des statischen Anteils, z. B. beim Gewichtheben einen sehr niedrigen statischen Teilwirkungsgrad von 0,37, beim Kurbeln 0,87. Beim Kurbeln ist jedenfalls die statische Komponente weit geringer als beim Gewichtsheben. Ein systematischer Vergleich zwischen beiden Methoden wäre sehr wünschenswert.

Der Verfasser untersuchte beim Formen die Erholungsgeschwindigkeit bei den einzelnen Arbeitselementen und fand allgemein die RK' um so höher, je weniger das Arbeitselement statisch durchsetzt war; z. B. bei der fast reinen Bewegungsarbeit des Schlagens betrug die RK' nur 1,20, beim Schaufeln, welches auch einen vorwiegend dynamischen Arbeitsvorgang darstellt, 1,10; bei den statisch sehr stark durchsetzten Arbeitselementen des Stampfens und Tragens von Lasten dagegen nur 0,79 und 0,71. Bei den zahlreichen Versuchen lag in allen Fällen mit nur einer Ausnahme die RK' (Erholungsgeschwindigkeit *während* der Arbeit) über der RK (Erholungsgeschwindigkeit *nach* der Arbeit). Auch hieraus erhellt ganz allgemein der restitutionsfördernde Einfluß der Bewegung. Ordnet man die Werte der RK und die der zugehörigen RK' in vier Durchschnittsgruppen an, so ergibt sich (s. Tabelle 18) besonders bei den beiden Extremgruppen eine deutliche Beziehung zwischen RK und RK', d. h. hohen RK' entsprechen für gewöhnlich auch hohe RK.

Tabelle 18.

RK	RK'
0,91	1,07
0,47	0,80
0,38	0,81
0,33	0,68

In einer anderen Versuchsserie, die in zwei Durchschnittsgruppen angeordnet wurde, ergab sich für Gruppe I die RK' zu 1,16, RK zu 0,84, von Gruppe II die RK' zu 0,89, die RK zu 0,54, also die analoge Gesetzmäßigkeit.

Hieraus würde die sehr bedeutungsvolle Tatsache hervorgehen, daß die Restitutionsbedingungen während der Arbeit selbst (d. h. hauptsächlich der Bewegungsablauf) von Einfluß sind auch auf die Restitutionsbedingungen *nach* der Arbeit. Die Gründe hierfür sind leicht einzusehen, denn als begünstigender Faktor der Bewegung kommt in erster Linie Förderung des Kreislaufs in Frage. Daß ein derartiger Faktor auch nach Aufhören der Bewegung wirksam sein kann, unterliegt keinem Zweifel.

Von großem Interesse sind hier die Versuche von Efimoff[1]; Efimoff fand beim Sägen eine besonders günstige RK' und bezog dies in Übereinstimmung mit Versuchen des Verfassers auf eine, dem Arbeitsrhythmus angepaßte, sehr beträchtliche Überventilation. Die Ermüdung war dementsprechend trotz des hohen Energieverbrauchs relativ geringfügig.

Es muß also bei arbeitsphysiologischer Rationalisierung versucht werden, nicht nur die Arbeitselemente mit hohem Energieverbrauch, sondern auch die mit niedriger RK' auszuschalten.

[1] Efimoff, Arbeitsphysiologie **2**, H. 3, 1929.

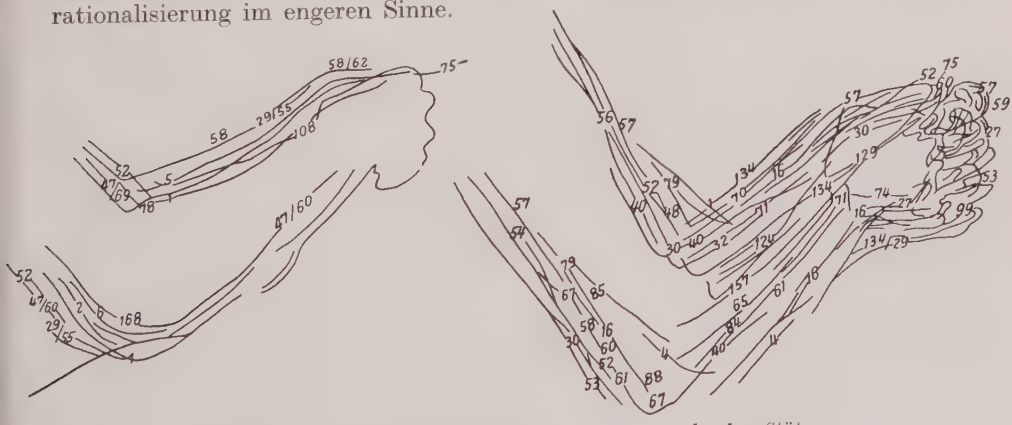
3. Rationalisierung mit Hilfe von Bewegungsstudien.

Die Rationalisierung mit Hilfe von Bewegungsstudien kommt vor allem für die leichte Arbeit in Frage, da hier die Respirationsversuche versagen. Systematische Untersuchungen des Bewegungsablaufs bei industriellen Arbeiten verdanken wir außer GILBRETH[1] vor allem ASCHER. Während GILBRETH vorwiegend mit der Glühlämpchenmethode arbeitete, zog ASCHER Film- (Zeitlupen-) Aufnahmen vor.

Die Auswertung der Resultate geschieht hier entweder durch Umrißzeichnungen oder durch Auswertung bestimmter vorher markierter Punkte. Die Filmaufnahme hat den Nachteil ziemlich beträchtlicher Unkosten, dagegen den großen Vorteil, daß die arbeitende Versuchsperson vollkommen ungehindert arbeiten kann. Gerade bei der leichten industriellen Arbeit kommt es bei einer Erfassung der Geschicklichkeit, auf die ja die Methoden zum großen Teil hinauslaufen, sehr darauf an, daß hindernde Momente fortfallen, wie sie Lämpchen und die dazugehörigen Leitungsdrähte darstellen können. Auch schließt die Abdunklung bei der Glühlämpchenmethode die Untersuchung vieler Arbeitselemente aus. Vor allem zeigt die Filmaufnahme auch den komplexen Arbeitsvorgang und die räumliche Anordnung.

Abb. 216. (Nach ASCHER.)

Daß beide Methoden die bedeutenden Unterschiede zwischen geschickten und ungeschickten Arbeitern erkennen lassen, wurde schon erwähnt. Diese Anwendung berührt auch eigentlich mehr die Eignungsauswahl als die Arbeitsrationalisierung im engeren Sinne.



a. mit Stütze. b. ohne Stütze.

Abb. 217 a und b. Stepperin.

Hierzu gehört in erster Linie der Versuch ASCHERS, bei der Kleinmontage elektrischer Apparate zur Beseitigung der statischen Haltearbeit Armstützen einzuführen, wie sie Abb. 216 zeigt. Den Erfolg kontrollierte er durch Zeitlupenaufnahmen, deren Auswertung aus der Abb. 217 ersichtlich ist. Es zeigt sich,

[1] GILBRETH: Zitiert auf S. 521.

daß die durch die Bewegungen bestrichene Fläche durch Einführung der Armstützen bedeutend eingeschränkt wird, sich also ähnliche Unterschiede ergeben wie zwischen „geschickten" und „ungeschickten" Arbeitern. Auch der praktische Erfolg dieser Maßnahme war ein sehr bedeutender; das sonst vorhandene Müdigkeitsgefühl am Abend verschwand (Angaben, die auch jetzt noch bestätigt werden, obwohl zwei Jahre nach der Einführung der Armstützen verstrichen sind), und die Arbeitsleistung stieg um ca. 20%.

VI. Physiologische Eignungswahl.

Die Eignung zu einem bestimmten Beruf ist ein Komplex der verschiedensten Eigenschaften und Fähigkeiten, zu denen nicht zuletzt natürlich auch der körperliche Zustand gehört. Es bedarf daher zur praktischen Berufsauslese der Zusammenarbeit des technisch geschulten Psychologen und des physiologisch geschulten Arztes. Hinsichtlich der Aussichten einer Berufsauslese nach physiologischen Gesichtspunkten gelten unzweifelhaft die Worte Durigs, die wir diesem Abschnitt vorausschicken möchten:

„Sicher gibt es aber eine große Zahl von Menschen, vielleicht sogar die Mehrzahl, die zu zahlreichen Berufen gleich geeignet ist und so gut wie überall Durchschnittsleistungen, nirgends aber über das Mittelmaß reichende Befähigung aufweisen wird. Es gilt mehr, jene auszulesen und von einem Beruf fernzuhalten, für den sie besonders schlecht geeignet sind, als Vorsehung spielen und Menschen auf Grund irgendwelcher komplizierten Prüfungsmethoden ganz bestimmten Berufen zuweisen zu wollen. Für den nach bestimmter Richtung weit über den Durchschnitt Fähigen bedarf es auch kaum einer Bevormundung. Es geht daraus wohl hervor, daß die *negative* Seite der Auslese viel wichtiger und erfolgversprechender ist als die *positive*."

Eignungsauswahl für vorwiegend muskuläre Arbeitstypen (schwerere Arbeit).

Da die Arbeitsphysiologie bisher fast ausschließlich Methoden ausgearbeitet hat zur Feststellung der Eignung zu vorwiegend muskulärer Arbeitsleistung, bildet die negative Auslese zu schwererer körperlicher Arbeit den Hauptbereich der physiologischen Eignungswahl. Doch muß betont werden, daß auch hier die Arbeitsphysiologie über das Stadium der Anregung noch nicht hinausgekommen ist, daß vielmehr die angegebenen Methoden noch des praktischen Bewährungsnachweises bedürfen. Immerhin sind in den letzten Jahren einige erfolgversprechende Methoden angegeben worden, so daß die Aussichten der Arbeitsphysiologie auf diesem Arbeitsgebiet nicht ungünstig erscheinen. Die Voraussetzung für die praktische Anwendbarkeit ist Einfachheit der Methode, nach Möglichkeit geringe Zeitdauer der Anwendung, vor allem aber keine Beeinträchtigung des Wohlbefindens des Prüflings. Es scheiden deshalb alle Methoden, deren Anwendung eine Blutentnahme in irgendeiner Form voraussetzen, aus dem Anwendungsbereich aus. Auch darf das Ergebnis des Testes vom Willen nicht beeinflußbar sein, und die für die Methode oft nötige Standardarbeit darf bestimmte Grenzen nicht überschreiten. Schließlich dürfen die Kosten des Prüfungsverfahrens eine allgemeinere Verwendung der Methode nicht ausschließen.

a) Die *bisherigen klinischen Untersuchungsmethoden* sind, wie die Erfahrung gelehrt hat, nicht brauchbar zum Zwecke der physiologischen Eignungswahl. Selbstverständlich wird man ihrer Anwendung nicht entraten können, da ja eine etwaige Diagnose von Krankheitszuständen für die Berufsberatung fundamental wichtig ist. Doch sind viele Fälle bekannt, wo trotz des Fehlens von klinischen Symptomen eine verminderte Leistungsfähigkeit vorliegt. Es sei nur an das Beispiel der Rekonvaleszens erinnert, wo, wie z. B. bei Gripperekonvaleszens, die objektiven klinischen Symptome längst geschwunden sein können und trotzdem sicherlich verminderte Leistungsfähigkeit vorliegt. Andererseits ist auch das Gegenteil

möglich: z. B. nach Pneumonie ist noch längere Zeit Schallverkürzung vorhanden, und die Arbeitsfähigkeit kehrt hier erfahrungsgemäß schneller zurück als das vollkommene Verschwinden der klinischen Symptome. Allgemein bekannt ist ja auch die häufiger gemachte Beobachtung, daß im Kriege bei Verwundeten als bisher unbekannter Nebenbefund ausgesprochene Herzklappenfehler festgestellt wurden, und die Betreffenden hatten größte Strapazen ohne Behinderung und Schaden bewältigt. Auch die Erkennung der Invalidität mit Hilfe der heutigen klinischen Untersuchungsmethoden stößt auf Schwierigkeiten, so daß der ärztliche Gutachter häufig nach dem subjektiven Eindruck und auf die subjektiven Beschwerden, sei es zum Nutzen oder Schaden der Antragsteller, sich sein Urteil bilden muß. Methoden zur sicheren Beurteilung der Rekonvaleszens und Invalidität hätten, was wohl kaum betont zu werden braucht, größte Bedeutung nicht nur in medizinischer, sondern auch in arbeitsphysiologischer und volkswirtschaftlicher Beziehung. Wir können über die heutigen klinischen Untersuchungsmethoden wohl zusammenfassend sagen, daß sie zur Beurteilung der Arbeitsfähigkeit nicht ausreichen und der Ergänzung durch eigene arbeitsphysiologische Methoden bedürfen.

Der Begriff der „klinischen Untersuchungsmethoden" ist naturgemäß wandelbar, und es steht zu erwarten, daß bei Bewährung arbeitsphysiologischer Untersuchungsmethoden diese auch für die Klinik als wertvolle Bereicherung aufgenommen werden, wie es zum Teil auch schon geschehen ist (vgl. Brieger, Herxheimer, Herbst, Eppinger, Gollwitzer-Meier und Verfasser u. a.). Es wird also vielleicht der heute nur durch die Häufigkeit der Anwendung verschiedene Begriff zwischen „klinischen" und „arbeitsphysiologischen" Untersuchungsmethoden schwinden.

Bei der Beschreibung der arbeitsphysiologischen Methoden ist zu unterscheiden zwischen solchen, die nach Möglichkeit den Allgemeinzustand zu erfassen suchen und solchen, die auf die Prüfung der Funktionstüchtigkeit einzelner Organsysteme ausgehen. Man wird dann wohl derart vorzugehen haben, daß zuerst der Allgemeinzustand geprüft wird; bei einer gefundenen Herabsetzung der allgemeinen Leistungsfähigkeit wäre dann eine Funktionsprüfung der einzelnen Organe vorzunehmen. Es ergibt sich hieraus als weitere Aufgabe für die Arbeitsphysiologie, für bestimmte organische Funktionsfehler (bzw. leichtere chronische Krankheiten) die Beschäftigungsarten zu erforschen, deren Bewältigung ohne Schaden möglich ist.

b) *Körperbau.* Es lag auch nahe, die anthropometrischen Daten, d. h. den allgemeinen Körperbau als Grundlage einer Eignungswahl heranzuziehen. Man ging dabei von der wohl selbstverständlichen Annahme aus, daß in der Körperentwicklung zurückgebliebene Individuen weniger leistungsfähig sind, und daß es möglich sein müsse, hierfür zahlenmäßige Grundlagen zu finden. Gewiß werden stark untergewichtige Personen von Berufen mit stärkeren körperlichen Anforderungen zurückzuhalten sein; hier bedarf es jedoch keiner umfangreichen anthropometrischen Messungen, vielmehr reicht hier Feststellung von Körpergröße und Gewicht und die einfache Beziehung zwischen beiden Massen aus. Broca berechnet das Normalgewicht für jede Körpergröße durch Subtraktion von 100 kg von der Körperlänge in Zentimeter. Vervollkommnet wird die Formel durch Brugsch[1], wenn man bei Körperlängen von 155—164 cm 100, von 165—174 cm 105 und von 175—185 cm 110 abzieht. Ein Mangel an diesen Werten ist das Fehlen der Angabe der zulässigen Abweichungen. Aber für Aussonderung der Extremfälle, auf die es in erster Linie ankommt, bietet die Methode eine bequeme Handhabe. Lorentz[2] stellt folgende Beziehung

[1] Brugsch: Allgemeine Prognostik. Berlin-Wien 1923.
[2] Lorentz: Klin. Wschr. 8, 349 (1929).

zwischen Gewicht und Größe auf: Bei 150 cm beträgt das normale Gewicht 65 kg, pro 1 cm Körperlänge verändert sich das Gewicht um 0,75 kg. Zur Berechnung des Über- bzw. Untergewichts in Kilogramm gibt LORENTZ folgenden Index an:

Größe — Gewicht — (Größe — 150) × 0,25 — Bauchfaltenfettschicht cm = 100.

Ein Wert unter 100 bezeichnet das Über-, ein Wert über 100 das Untergewicht in Kilogramm. Auch ASCHER[1] ging von ähnlichen Vorstellungen aus und stellte für die verschiedenen Altersklassen „Relativgewichte" auf. Er unterscheidet drei Typen: Übergewichtig, normal, untergewichtig. Jeder Körpergröße wird ein bestimmtes Gewicht als normal zugeschrieben. Teilt man die Körperlänge in 5 Gruppen von A bis E ein, so gehört zur Gruppe A die Gewichtsklasse 1, zur Gruppe B die Gewichtsklasse 2, zur Gruppe E endlich die Gewichtsklasse 5. B1 oder C2 würden dann übergewichtig, B3 oder C4 untergewichtig bedeuten. Ein Mangel an dieser Aufstellung ist die Tatsache, daß A1 und E5 als Endgruppen „normal" sind, daß also für Übergewichtige der Größenklasse A und Untergewichtige der Größenklasse E kein Ausdruck besteht. ASCHER hebt hervor, daß in dem von ihm untersuchten Material kein Übergewicht in der Größenklasse A vorhanden war; dagegen hin und wieder ein kleineres als E5; hier wurde eine Gewichtsnummer 6 durch Subtraktion von 10% von der untersten Gewichtsklasse errechnet. Die stark übergewichtigen und besonders die untergewichtigen sowie die geringen Körperlängen wären also bei dieser Methode einer negativen Auslese unterworfen. ASCHER fand eine gute Korrelation zwischen der Zug- und Druckkraft und seiner Gewichtsgruppierung, was ja auch indirekt durch die Untersuchungen von CATHCART und Mitarbeitern bestätigt wird, die ein Anwachsen der Druck- und Zugkraft mit Körpergewicht und Körpergröße feststellten (vgl. Abb. 218). Die normalgewichtige Gruppe A1 wäre demnach funktionstüchtiger als die normalgewichtige Gruppe B2. ASCHER untersuchte verschiedene Berufe und fand z. B., daß der geringste Anteil von Untergewichten bei den Metzgern, der höchste bei den Friseuren zu finden ist. Natürlich handelt es sich bei der Bestimmung des Relativgewichtes, welches auf Grund von Tabellen in der genannten Mitteilung abgelesen werden kann, lediglich um eine Vervollständigung des Gesamteindrucks und eine wertvolle Ergänzung des klinischen Befundes. Eine Eignungsauswahl auf Grund der Bestimmung des Relativgewichts ist wohl nur derart möglich, daß vom Normalgewicht stark herausfallende Personen zur näheren physiologischen Untersuchung weitergeleitet werden. Bei einer derartigen Bewertung des Gewichts muß natürlich berücksichtigt werden, daß vielfach ein Untergewichtszustand durch bessere Ernährung ausgleichbar ist.

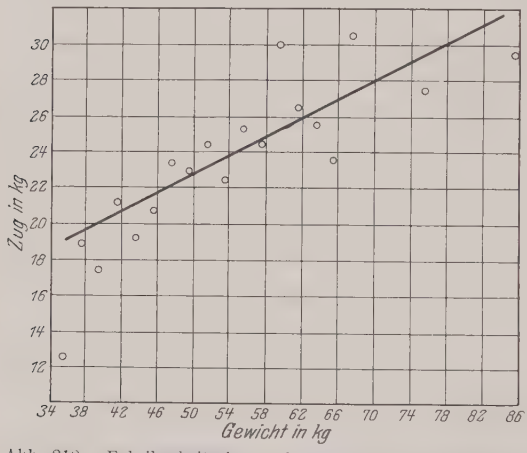


Abb. 218. Fabrikarbeiterinnen im Alter von 23 Jahren. Beziehungen zwischen Körpergewicht und Zugkraft der Arme. (Nach CATHCART und Mitarbeitern.)

[1] ASCHER: Veröff. Med.verw. **19**, 487 (1925).

Eine kompliziertere Berechnung des Normalgewichts gibt OEDER[1] in folgender Formel:

$$G = \frac{(Pl - 100) + \frac{Tl - Br}{240}}{2},$$

wobei Pl die doppelte Entfernung vom Scheitel bis zur Mitte der Symphyse ist, Br der mittlere Brustumfang, Tl die Körperlänge. SPERK[2] bezeichnet das Gewicht dann als normal, wenn der Quotient aus doppeltem Gewicht und dem Produkt aus Körperlänge, Sitzhöhe und Brustumfang = 1 ist.

Die Beziehungen zwischen Körpergewicht (G) und Körperlänge (L) geben auch folgende Indices an:

1. QUETELETscher Index: G/L, d. h. das Gewicht pro Zentimeter des zylindrisch gedachten Körpers.

2. KAUPPscher Index (übrigens bereits auch von QUETELET verwandt): G/L^2; er soll normalerweise 2,3 betragen. Bei Untergewichtigen sinkt dieser Quotient und steigt bei Fettleibigen.

3. Als ROHRERscher Index wird das Verhältnis von G/L^3 bezeichnet. Zur Charakterisierung des Ernährungszustandes schlägt ROHRER als komplizierteres Maß $J = \frac{G}{L\,Br\,T}$ vor, wobei $Br.$ und T Körperbreite und Tiefe bezeichnen.

Einen reziproken Begriff zum ROHRERschen Index gibt das LIVIsche Maß $= \frac{1000\sqrt[3]{G}}{\text{kg}}$.

Die Aufstellung der verschiedenen Beziehungen zwischen Körperlänge und Gewicht kann man als Versuch betrachten, eine möglichst lineare Beziehung zwischen Länge und Gewicht zu finden, so daß die Neigung der Geraden als Konstante (= Index) den Anhaltspunkt zur Einordnung gibt. Am ehesten scheint eine derartige Beziehung bei dem Quotienten G/L^2 vorhanden zu sein, obwohl lediglich beim ROHRERschen Index Größen von mathematisch gleicher Dimension verglichen werden. Praktisch hat der ROHRERsche Index, wie ASCHER hervorhebt, versagt, denn bei Untersuchung von Jugendlichen und Schulkindern schnitten nach dem ROHRERschen Index am besten die Rachitiker ab. Bei der Konstruktion der Geraden als Resultierender von G/L^2 wird zweifellos der Vorteil der Charakterisierung der Neigung der Geraden durch eine Zahl durch die in verschiedenen Abszissenabschnitten verschiedene Streuung ausgeglichen. Demgegenüber verzichtet das ASCHERsche Verfahren der Bestimmung des Relativgewichts auf Erfassung einer einzigen, für alle Körperlängen gültigen Beziehungszahl. Es wird hier die Abszisse (Körperlänge) in fünf Abschnitte unterteilt und für die verschiedene Neigung und Krümmung der Kurven G/L in dem jeweiligen Abschnitt die durchschnittliche Neigung und Schwankungsbreite in Form von Tabellen festgelegt. Statt der zahlenmäßigen Bezeichnung der Neigung für jeden Abszissenabschnitt begnügt sich ASCHER mit einer einfachen Gruppierung, die in Anbetracht der normalen Schwankungsbreite auch ausreicht. Natürlich könnte man auch als Grundlage für eine ähnliche Gruppierung wie die von ASCHER das Verhältnis von G/L^2 anwenden; es ist aber fraglich, ob hierdurch eine bessere Systematik ermöglicht wird, zumal ja durch Quadrierung des Nenners keine neuen Beziehungen zwischen Länge und Gewicht herauskommen.

ELIASSOW[3] schlägt statt der Berücksichtigung der Beziehung zwischen Körperlänge und Gewicht einfache Gruppierung nach dem Gewicht vor und findet eine Korrelation zwischen Druck- und Zugkraft verschiedener Muskelgruppen nach der Höhe des absoluten Gewichts. Ein gleiches geht ja auch aus den Untersuchungen von CATHCART nicht nur für das Gewicht, sondern auch für die Körperlänge hervor (s. Abb. 211). Man könnte also mit der gleichen Berechtigung eine einfache Gruppierung nach der Körperlänge vornehmen. Das läuft aber darauf hinaus, daß bei Zugrundelegung des Gewichts nach ELIASSOW die Fettleibigen (Pykniker), bei Zugrundelegung der Körperlänge die großen Astheniker besonders

[1] OEDER, zitiert nach LEHMANN (ATZLER): Handb. Arb.physiol. **1927**, 345.
[2] SPERK, zitert nach G. LEHMANN: Körper und Arbeit. Zitiert auf S. 345.
[3] ELIASSOW: Veröff. Med.verw. **19**, 22 (1925).

gut abschneiden würden, während der gut proportionierte und leistungsfähige Typus muscularis nicht erfaßt wird. Für eine individuelle Auswahl scheidet demnach die ausschließliche Berücksichtigung allein der Körperlänge oder des Gewichts aus.

Es bleibt noch zu untersuchen, ob die Berechnung komplizierterer Indices, d. h. Hinzuziehen anderer Körpermaße, wie z. B. Brustumfang, Sitzhöhe u. a., Vorteile gegenüber den einfachen Beziehungen zwischen Körperlänge und -gewicht bietet. Da bei allen Indices das Gewicht einbezogen wird, gelten die oben gemachten Einwendungen für eine zu starke Bewertung des Körpergewichts mehr oder minder für alle anatomischen Indices. Der von PIGNET[1] ausgearbeitete Index lautet

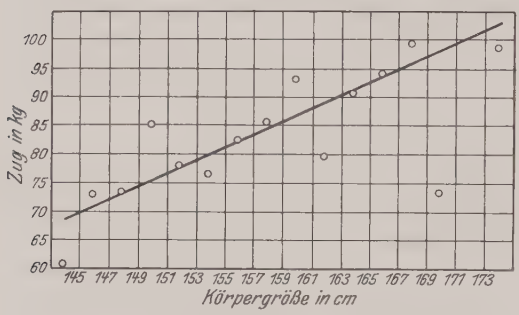


Abb. 219. Fabrikarbeiterinnen im Alter von 23 Jahren. Beziehung zwischen Körperlänge und Zugkraft der Arme. (Nach CATHCART und Mitarbeiter.)

$$J = L - Br + G,$$

wobei L und Br die Körperlänge und Brustumfang in Zentimeter, G das Körpergewicht in Kilogramm bedeutet. Wie von LEHMANN mit Recht hervorgehoben wird[2], ist dieser Index in biologisch-mathematischer Beziehung geradezu ein Unding. Er soll sich jedoch für die Soldatenauslese bei der französischen Armee bewährt haben. Ein Index unter 10 bedeutet sehr kräftige Konstitution, von 21 bis 25 mittelmäßige, bis 30 schwächliche und über 30 sehr schwächliche. Weder der PIGNETsche noch ähnliche Indices dürften funktionelle Allgemeingültigkeit besitzen, da das Standardmaterial hierfür zu eng begrenzt ist und Rassenverschiedenheiten nicht berücksichtigt werden und auch nicht werden können, ohne die Brauchbarkeit des betreffenden Index zu beeinträchtigen. So wäre z. B. nach den in europäischen Ländern gebräuchlichen Indices die japanische Armee großenteils kriegsunbrauchbar.

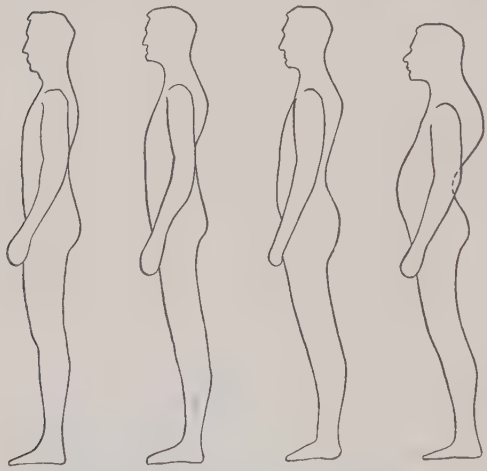


Abb. 220. Haltungstypen nach MARTIN.

Wesentlich komplizierter ist der Index von DE LA CAMP:

$$J = th \cdot \frac{K_1 \cdot K_2 \frac{G}{L - K_3}}{u},$$

wobei $K_1 = \frac{th}{tb}$ und $K_2 = \frac{u_1 + (u_2 - u_3)}{tb}$ bezeichnen; es bedeuten hierbei th den transversalen Herz-, tb den transversalen Brustdurchmesser; u_1, u_2, u_3 den Brustumfang bei mittlerer Atmung, tiefster Ein- und Ausatmung, G das Körpergewicht, L die Körperlänge und K_3 Körperlänge minus Körpergewicht. Wir können uns auch hier der skeptischen Beurteilung von LEHMANN[2] anschließen,

[1] PIGNET, zitiert nach G. LEHMANN: Zitiert auf S. 563.
[2] LEHMANN: Körper und Arbeit. Leipzig 1927.

der betont, daß die Gefahr einer Diskrepanz zwischen den mathematischen und biologischen Beziehungen um so größer wird, je größer die Zahl der zur Berech-

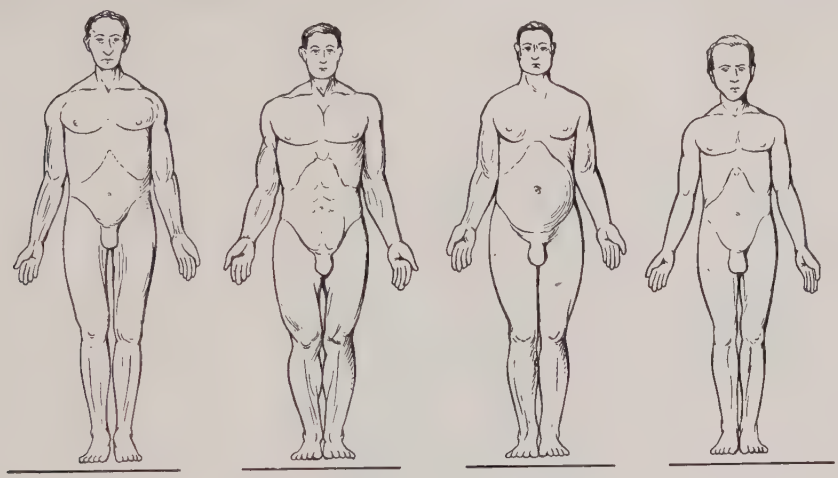


Abb. 221. Typus respiratorius muscularis, digestions und cerebralis. (Nach SIGAUD.)

nung eines Index verwandten Größen wird. Abgesehen hiervon bedeutet das Gewinnen derartig vieler anthropometrischer Maße einen so großen Zeitaufwand, daß bei dem sehr problematischen Wert der Indices besser funktionelle (physiologische) Methoden angewandt werden sollten (s. unten). Wir beschränken uns deshalb auch hier auf die im vorhergehenden beschriebenen Indices; weitere Literatur findet sich bei LEHMANN, DURIG[1], MARTIN[2] und BAUER.

Außer den anatomischen Indices hat man auch die verschiedenen Haltungs- und Körperbautypen im Sinne von MARTIN, SIGAUD und KRETSCHMER zur Eignungswahl herangezogen.

Es wird hierbei von der Voraussetzung ausgegangen, daß bestimmte Haltungs- und Körperbautypen für verschiedene Berufe charakteristisch seien und umgekehrt aus dem Körperbautyp auf die Neigung und Fähigkeit zu einem bestimmten Beruf geschlossen werden könnte.

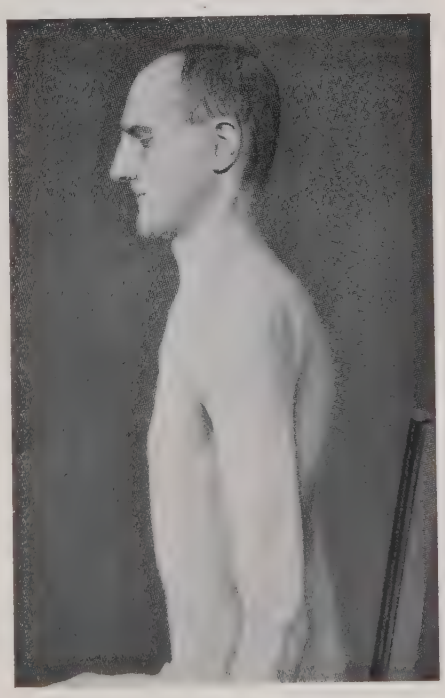


Abb. 222. Asthenischer Typus. (Nach KRETSCHMER.)

Die Einteilung der Haltungstypen nach MARTIN zeigt Abb. 220. Die Einteilung der Körperbautypen in vier Gruppen nach SIGAUD zeigt Abb. 221 und in drei Gruppen nach KRETSCHMER zeigt Abb. 222 bis 224. Es entspricht dem KRETSCHMERschen Astheniker (Leptosom) bei SIGAUD der Typus respiratorius und cerebralis, der Athletiker dem Typus muscularis und der Pykniker dem Typus digestivus. Da sich bei der praktischen Auswahl gewöhnlich ein beträchtlicher Anteil als

[1] DURIG: Körper und Arbeit. Leipzig 1927. [2] MARTIN: Anthropometrie. Berlin 1925.

Mischtypen herausstellt, wird man sich am besten mit der Dreitypengruppierung nach KRETSCHMER begnügen. Die Mischtypen sind oft so zahlreich, daß man zu der Frage kommt, *ob nicht überhaupt die Mischtypen die Norm darstellen und die spezialisierten Typen die abnormen Fälle sind.*

Der asthenische Körperbautyp läßt sich kurz folgendermaßen charakterisieren: graziler, schlanker Körperbau, langer Brustkorb, spitzer Rippenwinkel, kleiner Bauch, evtl. (Typus cerebralis nach SIGAUD) mächtige Schädelentwicklung.

Der Pykniker zeigt gedrungenere Körperform (apoplektischer Habitus), untere Gesichtshälfte breit, kurzen Hals und kurze breite Brust (stumpfer Rippenwinkel). Der Bauch ist besonders mächtig entwickelt, und es besteht Neigung zu Fettansatz. Das Knochengerüst dagegen ist eher grazil.

Abb. 223. Athletischer Typus. Frontal. (Nach KRETSCHMER.)

Der athletische Typ zeigt Hervortreten (gute Modellierung) des Muskelsystems bei gröberem Knochengerüst. Im übrigen ist der Rumpf gut proportioniert, die Schulterbreite ist entsprechend der guten Entwicklung der Muskulatur ebenfalls stark entwickelt (vgl. dies. Handb. Bd. 17).

KRETSCHMER ging bei der Aufstellung seiner Körperbautypen von Erfahrungen an Geisteskranken aus. Er konnte feststellen, daß bestimmte Körperbautypen für bestimmte Geisteskrankheiten besonders disponiert sind, und übertrug dann seine Erfahrungen auch auf die normalen Verhältnisse zwischen Körperbau und Charakter.

Noch weiter geht J. BAUER in der Übertragung pathologischer Formen auf normale Verhältnisse; er unterscheidet zwischen hypothyreotischer, hyper- und hypogenitaler und hyposuprarenaler Konstitution. Auch hier können wir uns der Beurteilung von G. LEHMANN anschließen, der die Einteilung nach „abgeschwächten Krankheitsbildern" für arbeitswissenschaftliche Zwecke als wenig geeignet ansieht.

Über die Brauchbarkeit der KRETSCHMERschen Klassifizierung für die Berufseignung stellte zuerst CÖRPER[1] Untersuchungen an. Er glaubte, tatsächlich positive Beziehungen finden zu können, z. B. sollten Pykniker vorwiegend zum Schlosserberuf neigen, Astheniker zum Schreinerberuf usw.

Wenn tatsächlich eine Eignung für bestimmte Berufe auf Grund des Körperbaues existiert, dann mußten am ehesten diejenigen, die sich besonders bewährt haben, das Konstitutionsmerkmal für den betreffenden Beruf aufweisen. ASCHER[2]

[1] CÖRPER: Handb. d. allgem. u. spez. Konstitutionslehre. 1927.
[2] ASCHER: Z. Hyg. **109**, 553 (1929).

verglich an Schreiner- und Schlosserlehrlingen die jeweils zehn besten und fand, im Gegensatz zu CÖRPER, keine Unterschiede; oder sogar bei den Schreinern eher noch mehr Pykniker als bei den Schlossern. Die Fehlerquellen subjektiver Beurteilung waren in den ASCHERschen Untersuchungen besonders dadurch ausgeschlossen, daß die Beurteilung und Klassifizierung außer den anthropometrischen Maßen auf Grund von Photogrammen erfolgte.

In gleicher Richtung lagen die an gleichen Personen ausgeführten Untersuchungen von v. BRACKEN und dem Verfasser. Es wurde hier die KRETSCHMERsche Gruppierung verglichen mit der psychotechnischen Eignungsprüfung (vgl. Abschnitt „Psychologie der Arbeit"), mit der physiologisch-funktionellen Methode der Bestimmung des Erholungsvermögens nach SIMONSON und endlich mit dem Meisterurteil. Es ergab sich hier nirgends eine Korrelation mit dem Körperbautyp. Auch praktisch stößt die Einteilung nach Körperbautypen auf Schwierigkeiten, da sich gerade bei Jugendlichen, für die ja die Berufsauslese in erster Linie in Frage kommt, die Typen oft noch nicht völlig entwickelt haben, vielmehr stellen die Typen eher eine Klassifizierung des mittleren und reiferen Alters dar. Es fanden sich daher bei den gemeinsamen Untersuchungen von v. BRACKEN und dem Verfasser etwa ein Viertel sämtlicher Fälle als „Mischtypen". Auch sei hervorgehoben, daß vereinzelt Umwandlungen von Typen beobachtet worden sind. Für die physiologische Eignungswahl scheint demnach die Einteilung nach Körperbautypen im allgemeinen ungeeignet zu sein. Das schließt nicht aus, daß sie nicht doch einen beschränkten Wert besitzt. Es geht nämlich aus dem statistischen Material von FLORSCHÜTZ[1] hervor, daß Pykniker besonders zu Gefäß- und Digestionskrankheiten, Astheniker zu Respirationskrankheiten und Tuberkulose neigen; man wird also z. B. Asthenikern von Berufen, die Krankheiten der Respirationsorgane besonders ausgesetzt sind (Einfluß von Temperaturschwankungen, Einatmung von Kieselsäurestaub usw.), fernzuhalten suchen.

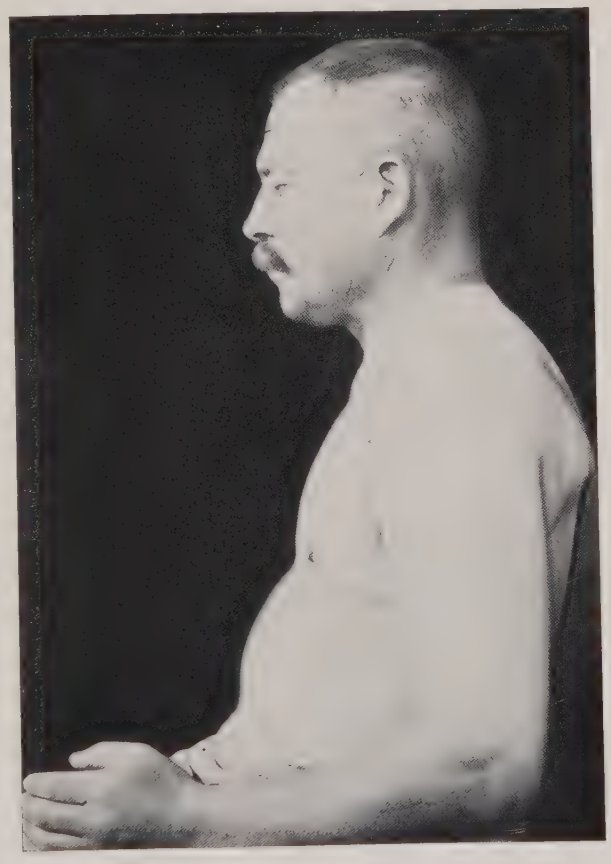


Abb. 224. Pyknischer Typus. Profil. (Nach KRETSCHMER.)

[1] GOLLMER, KARUP u. FLORSCHÜTZ: Aus der Praxis der Gothaer Lebensversicherungsbank. Jena 1902.

Eignungsauswahl mit Hilfe von Respirationsversuchen.

Wirkungsgrad. a) JOHANSSONsche Kurve. Da wir imstande sind, den Energieverbrauch bei körperlicher Arbeit mit großer Genauigkeit zu messen, lag es nahe, den Wirkungsgrad körperlicher Arbeit, d. h. das Verhältnis von äußerlich geleisteter Arbeit zum Energieaufwand, als Maß der Funktionstüchtigkeit zu wählen. Nach Versuchen von GESSLER und MARKERT[1] ist der Wirkungsgrad körperlicher Arbeit vom Lebensalter abhängig, am höchsten wurde er bei gleichartiger Arbeitsleistung im Alter von 40 Jahren gefunden. HERBST[2] konnte diese Befunde bestätigen; er fand beim Gewichtheben (horizontaler Zug) ein Maximum zwischen 30 und 40 Jahren. Das würde für eine Verwendbarkeit des Wirkungsgrades zur Eignungswahl sprechen. Allerdings liegen die Differenzen des Wirkungsgrades nur zwischen 10,48 und 12,60%, ein Fehler, der weit geringer ist als die gewöhnlichen individuellen Schwankungen. Das von den Autoren herangezogene Material erscheint deshalb zur Klärung der Frage noch nicht ausreichend. HEBESTREIT und der Verfasser fanden die individuellen Schwankungen des Wirkungsgrades bei Ausführung einer denkbar einfachen Arbeitsform (horizontaler Zug) so beträchtlich, daß täglich ein Standardversuch mit konstanter Belastung als Bezugswert ausgeführt werden mußte. *Wahrscheinlich* besteht ein Zusammenhang mit dem körperlichen Allgemeinbefinden, denn wir konnten feststellen, daß besonders niedrige Werte des Wirkungsgrades bei Herabsetzung des Wohlbefindens erhalten werden; jedoch ließ sich nicht in allen Fällen eine Erklärung für die Abweichungen finden. Auch RIESSER und SIMONSON beobachteten bei einfachster Standardarbeit, Heben eines 12,5 kg Gewichts trotz monatelanger Übung, Schwankungen des Wirkungsgrades von 25% ohne erkennbare Ursachen. Um eine arbeitsphysiologische Methode zur individuellen Eignungswahl praktisch brauchbar zu machen, ist es notwendig, den Bewegungsablauf derart festzulegen, daß bei Nachprüfungen oder Vergleichsuntersuchungen an anderem Material die Gewähr für eine wirklich gleichartige Arbeitsleistung besteht. Selbst bei der einfachsten Bewegungsform ergeben sich noch bedeutende individuelle Verschiedenheiten des Bewegungsablaufs (HEBESTREIT[3]). Weiterhin muß auch der Faktor der Übung (wie auch bei allen andern funktionellen Methoden) berücksichtigt werden, was im allgemeinen anamnestisch auch gut möglich ist. Ob die einfache Feststellung des Wirkungsgrades einer im Bewegungsablauf völlig festgelegten Arbeit ein genügendes Kriterium zur Bewertung der Leistungsfähigkeit ist, könnte in erster Linie durch Vergleich zwischen kranken und normalen Versuchspersonen geschehen. KISCH[4] fand den Wirkungsgrad bei BASEDOW, EPPINGER, KISCH und SCHWARZ[5] bei Herzkranken verschlechtert, ein Befund, der in letzter Zeit von verschiedener Seite bestätigt wurde. HERXHEIMER findet dagegen nur bei einem kleineren Teil seiner Basedowfälle den Wirkungsgrad erniedrigt; auch ist nach Untersuchungen von HERBST[6] beim Emphysem, bei chronischer Bronchitis und sogar während des asthmatischen Anfalls der Wirkungsgrad nicht verschlechtert. Dieser Befund schließt wohl die Verwendbarkeit der Wirkungsgrade zur Erfassung feinerer Unterschiede beim Normalen aus.

Von ATZLER[7] ist folgende Methode zur Kennzeichnung der körperlichen Leistungsfähigkeit inauguriert worden:

[1] GESSLER u. MARKERT: Z. Biol. **86**, 173 (1927).
[2] HERBST: Dtsch. Arch. klin. Med. **162**, 257 (1928).
[3] HEBESTREIT: Erscheint in Z. Arb.physiol. [4] KISCH: Klin. Wschr. **1926**.
[5] EPPINGER, KISCH u. SCHWARZ: Das Versagen des Kreislaufs. Berlin 1927.
[6] HERBST: Dtsch. Arch. klin. Med. **162** (1929).
[7] ATZLER: Jber. Physiol. **1924**, 251.

Der Energieverbrauch steigt, wie von JOHANSSON festgestellt wurde, mit zunehmender Belastung linear an, bis ein gewisser Grenzwert der Last (s. Abb. 225) erreicht wird, bei dem die ursprünglich verwandten Muskelgruppen nicht mehr ausreichen und Hilfsmuskeln herangezogen werden. An dieser Stelle überwiegt die Steigerung des Energieverbrauchs, und die Kurve erfährt eine entsprechende konkave Abweichung von der linearen Steigung. ATZLER und seine Mitarbeiter LEHMANN und FULL stellten nun fest, daß die Neigung der Kurve in ihrem linearen Teil und der Eintritt des Grenzwertes für die lineare Strecke individuell verschieden ist. Sicherlich entspricht eine stärkere Neigung bzw. eine niedrigere Belastungsgrenze für den linearen Kurventeil einer verminderten Leistungsfähigkeit. Zweifellos ist diese Methode theoretisch der Feststellung des Wirkungsgrades bei gleichbleibender Belastung in nur einem Respirationsversuch überlegen. Es kann ja zufällig beim Vergleich von zwei Personen bei gefundenem gleichen Wirkungsgrad eine bestimmte Belastung den Schnittpunkt der Kurven darstellen, so daß bei niedrigerer Belastung (d. h. leichterer Arbeit) die eine, bei schwererer die andere Versuchsperson besser abschneiden würde. Die praktische Anwendung dieser an sich sehr aussichtsreichen Methode stößt dagegen auf Schwierigkeiten, da zur Charakterisierung einer Kurve doch mindestens vier Arbeitsversuche gehören. Da zwischen den einzelnen Arbeitsperioden genügend lange Ruhepausen liegen müssen, dürfte die Versuchsserie ca. $1^1/_2 - 2$ Stunden beanspruchen. Aber auch von dem zu einer Eignungsprüfung zu großen Zeitaufwand, den die Methode erfordert, abgesehen, stößt nach den Erfahrungen des Verfassers die Vornahme von nur zwei Arbeitsrespirationsversuchen nacheinander an ungeübten Versuchspersonen psychologisch häufig auf Schwierigkeiten. Praktisch dürfte demnach die genannte Methode zur Eignungsauswahl ausscheiden.

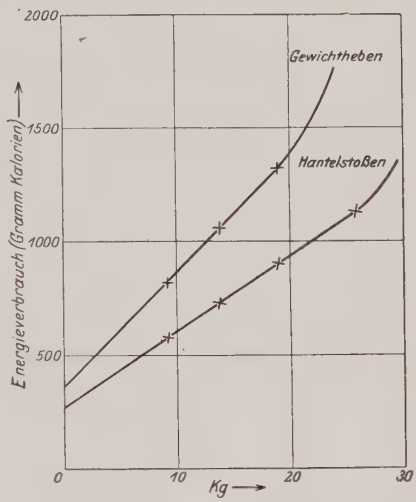


Abb. 225. Verlauf der Steigerung des Energieverbrauchs bei zunehmender Belastung. (Nach FULL und LEHMANN.)

Maximaler Erholungsrückstand (oxygen debt nach HILL).

Wie im Abschnitt „Energieumsatz bei körperlicher Arbeit" erläutert wird, arbeitet der Organismus, wie aus den Untersuchungen von HILL, LONG und LUPTON hervorgeht, nach Art eines Akkumulators, der während der Arbeit rasch entladen und nachher in der Erholung wieder langsamer aufgeladen wird. Es wurde auch darauf hingewiesen, daß die relativ hohe Leistungsfähigkeit des menschlichen Körpers zur Bewältigung schwerster Arbeit nur hierdurch erklärt werden kann. Die Leistungsfähigkeit ist demnach um so größer, je mehr Energie in der Arbeit verausgabt, d. h. „nachträglich" in der Erholung eingedeckt werden kann. In der absoluten Größe des Erholungsrückstandes (oxygen debt) hätten wir demnach einen Maßstab der körperlichen Leistungsfähigkeit. SCHMIDT-KEHL[1] stellte beim Vergleich eines Kindes und eines Athleten auch fest, daß der maximal mögliche Erholungsrückstand beim Athleten viel größer ist.

---

[1] SCHMIDT-KEHL: Arch. f. Hyg. **1928**, 227.

Die Technik der Bestimmung des maximalen Erholungsrückstandes wäre denkbar einfach: Die Ausführung einer schweren Standardarbeit (schnelles Laufen auf der Stelle nach Hill) wird bis zur Ermüdung ausgeführt und der resultierende Mehrverbrauch an O_2 während der Erholung gegenüber der Ruhe festgestellt. Der Haupteinwand gegen die Methode der Bestimmung des maximalen Erholungsrückstandes zur individuellen Eignungswahl (oxygen debt) ist die willkürliche Beeinflußbarkeit der Ergebnisse. Es steht völlig im Belieben der Versuchsperson, bis zu welchem Grade sie die Ermüdung fortsetzen will. Aber auch bei vorhandenem guten Willen der Versuchsperson ist die individuelle „moralische" Widerstandsfähigkeit gegen die Anhäufung der Milchsäure und ihre Folgen verschieden. Es lassen sich jedoch noch andere Einwände gegen die Bestimmung des maximalen Erholungsrückstandes erheben. Bei industrieller Beschäftigung wird auch bei schwerster Arbeit die Grenze des maximal möglichen Erholungsrückstandes fast nie erreicht. Viel wichtiger ist die Restitutionsgeschwindigkeit, d. h. die O_2-Aufnahme *während der Arbeit*; dieser Faktor wirkt aber gerade dem Entstehen des maximalen Erholungsrückstandes entgegen. Abgesehen hiervon ist die Methode gerade bei dem sehr wichtigen Problem der Rekonvaleszenz und der Invalidität nicht anwendbar, da man hier derartige Maximalleistungen nicht verlangen darf, ohne gesundheitliche Schädigungen befürchten zu müssen. Auch werden gerade diese Versuchspersonen zu einer Fälschung der Resultate nach der negativen Seite neigen.

Erholungsgeschwindigkeit. Im vorhergehenden Abschnitt „Energieumsatz bei körperlicher Arbeit" wurde die Physiologie der Erholung, d. h. der Geschwindigkeit der Wiederherstellung des Ruhezustandes, ausführlich besprochen. Den exaktesten Anhaltspunkt für den Wiedereintritt des Ruhezustandes würde die Bestimmung der Milchsäure im Blute bilden, da der venöse Milchsäurespiegel nach den Untersuchungen von Gollwitzer-Meier und dem Verfasser am spätesten von allen Funktionen zum Ruheniveau zurückkehrt, also am sichersten das Erreichen des endgültigen Ruhezustandes kennzeichnet; aber stößt schon eine einmalige Blutentnahme auf größte Schwierigkeiten, so dürfte eine Methode, die mitunter eine wiederholte Blutentnahme erfordert, zur Eignungswahl von vornherein ausscheiden, ganz abgesehen von dem für eine Eignungsfeststellung viel zu großen Zeitaufwand für die Analysen. Als leichter meßbare Funktionsgrößen zur Bestimmung der Erholungsgeschwindigkeit haben wir dann den Sauerstoffverbrauch, die Kohlensäureausscheidung und die Ventilation, und es wäre zu untersuchen, welche von den genannten Funktionen uns am zuverlässigsten den Wiedereintritt des Ruhezustandes angibt.

Auch hierbei ist der Zeitaufwand des Untersuchers zu berücksichtigen, der bei Bestimmung der Ventilation am geringsten, bei Bestimmung des O_2-Verbrauchs am größten ist.

Den exaktesten Anhaltspunkt gibt uns zweifellos die Bestimmung des Abfalls des O_2-Verbrauchs; wir wissen ja, daß die Energielieferung zur äußeren Arbeit ausschließlich auf Grund von Oxydationsprozessen erfolgt; das Erreichen des Ruheniveaus würde also den Zeitpunkt angeben, in welchem die bei der Arbeit bis zu einem gewissen Betrage entleerten Energiespeicher wieder aufgefüllt sind. Obwohl damit natürlich nicht gesagt ist, daß hiermit sämtliche Veränderungen des Organismus gleichzeitig wieder rückgängig gemacht sind, sogar (s. oben) Anhaltspunkte für das Gegenteil bestehen, so bietet der Zeitpunkt der erfolgten Wiederaufladung und oxydativen Beseitigung der Spaltprodukte doch sicherlich ein sehr weitgehendes Interesse und Kriterium für die Beurteilung körperlicher Leistungsfähigkeit.

Die oxydative Restitutions-(Erholungs-)geschwindigkeit ist abhängig von der Funktionstüchtigkeit aller Organe, die die O_2-Versorgung des Körpers garan-

tieren. Eine Herabsetzung der Funktionstüchtigkeit des Kreislaufs, der inneren und äußeren Atmung, der Zusammensetzung des Blutes usw. wird sich demnach in einer Herabsetzung des Erholungsvermögens äußern. Bei einer festgestellten Herabsetzung des Erholungsvermögens wäre dann eine klinische Nachuntersuchung angezeigt.

Auch die Auswahl einer geeigneten Standardarbeit muß berücksichtigt werden. Da der Zeitfaktor hinsichtlich des Erholungsvermögens eine große Rolle spielt, muß der Rhythmus und die Zeitdauer der Standardarbeit genau bestimmt sein. Weiterhin kann man unterscheiden zwischen Arbeitsleistungen, die sich dem einzelnen individuellen Habitus in ihrem Ausmaß anpassen, und solchen, die unabhängig hiervon fixiert werden. Zu dem ersten Typus gehören die Arbeitsleistungen, bei denen das eigene Körpergewicht in die Arbeit eingeht, wie z. B. Gehen, Laufen, Treppensteigen, Kniebeugen usw.

Die absolute Arbeit von z. B. 30 Kniebeugen eines 70 kg schweren Mannes ist gewiß bei weitem höher als 30 Kniebeugen eines halb so schweren Kindes, doch ist in beiden Fällen das Maß der Arbeitsleistung der Konstitution ungefähr angepaßt und wohl auch das Maß der Anstrengung nicht sehr verschieden.

Beim Heben eines Gewichts hingegen wird dieselbe äußere Arbeitsleistung unabhängig vom Körperbau der Versuchsperson fixiert, und es ist natürlich, daß hier die Versuchsperson mit dem größeren Muskelquerschnitt überlegen ist. Aber andererseits ist es fraglich, ob nicht gerade diese Verschiedenheit zum Teil die verschiedene Funktionstüchtigkeit ausdrückt.

Die Frage, welche von beiden Grundtypen der Arbeit zur Eignungswahl vorzuziehen ist, kann nicht ohne weiteres entschieden werden; wir haben uns entschlossen, zuerst Standardwerte des erstgenannten Typus am Kniebeugen zu gewinnen und sind jetzt damit beschäftigt, auch bei dem zweiten Typ (Arbeitssammler nach Dabis) Standardwerte auszuarbeiten. Es gibt ferner auch Mischtypen, bei welchen zwar eine äußere Arbeit fixiert ist, deren Arbeitsleistung aber bis zu einem gewissen Grade vom Körpergewicht abhängt (Fahrradergometer); u. A. nach sollte versucht werden, zuerst an den beiden reinen Grundtypen zu arbeiten.

Die Vornahme der Bestimmung der Erholungsgeschwindigkeit geschieht derart, daß der O_2-Verbrauch nach Arbeitsbeendigung in zwei oder mehreren unmittelbar aneinanderschließenden Perioden gemessen wird. Die Erholungsgeschwindigkeit Rk[1] ist dann

$$Rk = \frac{1}{t} \ln \frac{\text{cal}\, A}{\text{cal}\, t},$$

wobei unter cal A der gesamte Erholungsrückstand, und cal t der nach t Min. nach Arbeitsbeendigung (also zu dem Zeitpunkt der Unterteilung) noch vorhandene Erholungsrückstand verstanden wird.

Es muß darauf geachtet werden, daß der Versuch genügend lange fortgesetzt wird; im allgemeinen wird man ihn dann abbrechen können, wenn die Ruheatmung wieder erreicht ist, was bei 30 Kniebeugen normalerweise spätestens nach 10 Minuten der Fall ist.

Da der Erholungsversuch im Liegen nach beendeter Arbeit erfolgt, ist eine willkürliche Beeinflussung der Erholung kaum möglich.

Eine Ausnahme bildet forcierte willkürliche Atmung, die nach Versuchen des Verfassers die Erholungsgeschwindigkeit steigert. Aber das Ausmaß der Atmung kann leicht an der Gasuhr kontrolliert werden.

Es war schon Hill bekannt, daß in den ersten Minuten nach Arbeitsbeendigung die Erholung rascher verläuft als in den späteren Zeitabschnitten, ein Be-

[1] Simonson: Pflügers Arch. **215**, 716 (1927).

fund, der vom Verfasser bestätigt und dahin erweitert werden konnte, daß ein beträchtlicher Unterschied in der Erholungsgeschwindigkeit schon von der ersten zur dritten Minute nachweisbar ist. Es ist darum notwendig, die *Rk* zu einem bestimmten Zeitpunkt (wir würden hierzu 3 Minuten nach Arbeitsbeendigung vorschlagen [vgl. hierzu Beitrag „Energieumsatz"]) zu bestimmen.

Gewiß läßt sich der Einwand machen, daß die *Rk* dann keine „Konstante" ist; aber durch Bestimmung der *Rk* zu verschiedenen Zeitpunkten läßt sich — etwa in ähnlicher Weise wie die Bestimmung einer Kurve mit der Lagrangeschen Formel durch Zusammensetzung aus Parabelbogen — durch Zusammensetzung von Exponentialkurvenbögen ein genügend genaues Bild vom Kurvenverlauf gewinnen. Gerade der Vergleich der *Rk* zu *verschiedenen* Zeitpunkten (nach 1, 2 und 3 Minuten) bei Normalen und Kranken ergab bei den Untersuchungen von Gollwitzer-Meier und dem Verfasser interessante Gesichtspunkte (vgl. Beitrag „Energieumsatz"). Eine derart häufige Unterteilung ist bei einer Methode zur praktischen Eignungsauswahl allerdings kaum möglich. Es handelt sich ja hier nur darum, einen praktischen Vergleichsmaßstab zu finden, und hier ist auch die Festlegung einer Standard-*Rk* nach einer immer gleichbleibenden Unterteilung (nach 3 Minuten) praktisch völlig ausreichend, gleichgültig, ob es sich um eine Konstante im mathematischen Sinne handelt oder nicht.

Um die Methode der Bestimmung des Erholungsvermögens für die individuelle Eignungsauswahl brauchbar zu machen, untersuchte der Verfasser gemeinsam mit Gollwitzer-Meier an 45 Versuchspersonen in 68 Versuchen die Erholungsgeschwindigkeit nach einer Standardarbeit von 30 Kniebeugen in 1 Minute (Heben und Senkung je 1 Sekunde, nach dem Takt eines Metronoms ausgeführt; es muß hierbei natürlich auf eine gleichmäßige Tiefe der Kniebeugen geachtet werden). Die Resultate zeigt Abb. 226, es sind hier die einzelnen Fälle in gleichmäßige Intervalle eingetragen; die Häufigkeit der Fälle wurde in Prozenten berechnet und derart durch Verbindung der Prozentwerte in den einzelnen Intervallen die nebenstehende Häufigkeitskurve gewonnen. Es zeigt sich, daß die größte Häufigkeit in den Intervallen *Rk* 0,4—0.6 liegt. Viel wichtiger aber ist die untere Grenze, da die Methode in erster Linie zur negativen Auswahl in Frage kommt. Wir sehen, daß als untere Normalgrenze ein *Rk* von 0.38 bezeichnet werden kann, die tieferliegenden vereinzelten Streuwerte stammen von 2 Versuchspersonen in schlechtem Ernährungszustande, die sich für schwere körperliche Arbeit auch durchaus ungeeignet erwiesen und gerade aus diesem Grunde zur Untersuchung gelangten.

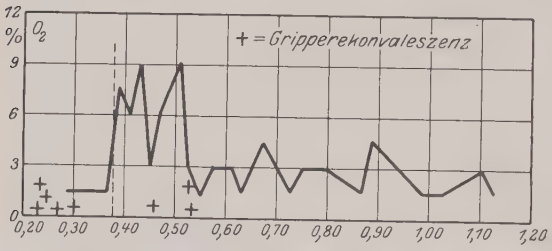


Abb. 226. Normale Häufigkeitsverteilung und unterer Grenzwert der Erholungsgeschwindigkeit (*Rk*) nach 30 Kniebeugen; + = Fälle von Gripperekonvaleszenz.

Eine positive Auswahl erscheint deshalb schwierig, weil individuell in recht verschiedenem Ausmaß Schwankungen der *Rk* stattfinden, die allerdings den unteren Grenzwert von 0,38 nicht unterschreiten.

Diese Schwankungen wären dann von Interesse, wenn sie den Schwankungen der körperlichen Leistungsfähigkeit entsprächen. Einen gewissen Anhaltspunkt hierfür geben einige (bisher unveröffentlichte) Beobachtungen von v. Bracken und dem Verfasser, die bei 10 Adler-Lehrlingen mehrere Monate hindurch Erholungsvermögen, psychotechnische Eignungsprüfung und Werkstattleistung verglichen und nur bei denen, die stärkere Schwankungen des Erholungsvermögens aufweisen, auch Schwankungen in der Werkstattleistung und psychotechnischen Prüfung fanden. Allerdings ist das Material für weitergehende Schlüsse noch zu klein. Einen Zusammenhang zwischen Werkstattleistung und Erholungsvermögen ergab auch eine andere Beobachtung des Verfassers: Ein anderer Lehrling der Adlerwerke in schlechtem körperlichen Zustand (ohne direkten pathologischen Befund) wies sehr schlechte Werkstattleistungen und ebenfalls ein sehr niedriges Erholungsvermögen auf. Bei Hebung des Allgemeinzustandes (Verabreichung von Promonta) stieg das Erholungsvermögen

und die Werkstattleistung. Im allgemeinen jedoch ergab sich keine Korrelation zwischen der absoluten Höhe der *Rk* und den Werkstattleistungen, was auch gar nicht zu erwarten ist, da ja hierbei das psychische Moment nicht berücksichtigt wird. Es scheint nur aus den Versuchen hervorzugehen, daß bisweilen schlechte Werkstattleistungen auf körperlicher, mit klinischen Methoden nicht erkennbarer Minderwertigkeit beruhen können, und es wäre zweifellos sehr wichtig, weitere Versuche in dieser Richtung anzustellen.

Die eigentliche Bewährungsprüfung einer physiologischen Methode zur Eignungsauswahl kann nur der Vergleich zwischen normalen und pathologischen Versuchspersonen, am vorteilhaftesten und beweisendsten bei leichten klinischen Fällen, bringen. Die bedeutenden Unterschiede in der Erholungsgeschwindigkeit zwischen normalen und kranken Versuchspersonen werden im Beitrag „Energieumsatz" diskutiert. An dieser Stelle sei hier nur auf die ebenfalls von Gollwitzer-Meier und dem Verfasser untersuchten Fälle von Gripperekonvaleszenz hingewiesen, die deutlich aus der normalen Schwankungsbreite herausfallen (s. Abb. 226). Gerade die Rekonvaleszenz erscheint in diesem Zusammenhange besonders wichtig, weil sie, wie oben ausgeführt, mit Hilfe der klinischen Untersuchungsmethoden nur unsicher zu erfassen ist und ihrer exakten Feststellung eine große praktische Bedeutung zukommt. Die Bestimmung der *Rk* scheint demnach geeignet, zur Beurteilung von Rekonvaleszenz und Invalidität herangezogen zu werden. —

Zur Feststellung der *Rk* sind inklusive der Bestimmung des Ruheumsatzes mindestens drei Respirationsperioden, d. h. mindestens drei Gasanalysen notwendig. Der Zeitverlust ist hierbei ziemlich groß, so daß die Verwendbarkeit zur Massenuntersuchung eingeschränkt wird. Um die Verwendbarkeit der Methode zu erweitern, muß versucht werden, die Berechnung zu vereinfachen und die Analysengeschwindigkeit zu erhöhen. Zu diesem Zweck dient ein kürzlich vom Verfasser angegebener Analysenapparat[1], der die Analysengeschwindigkeit um etwa 80% gegenüber dem Apparat nach Haldane erhöht. Die Durchschnittszeit für eine Gasanalyse kann demnach auf etwa 7,5 Minuten veranschlagt werden. Die Vereinfachung der Berechnung wird durch Tabellen von Hebestreit und dem Verfasser[2] ermöglicht.

Gegenüber der Bestimmung der oxydativen Restitutionsgeschwindigkeit ist die Bestimmung der Geschwindigkeit des Abfalls von Ventilation oder CO_2-Ausscheidung nach körperlicher Arbeit mit größeren Fehlerquellen behaftet. Allerdings sinken Ventilation und CO_2-Ausscheidung in Form einer fast reinen Exponentialkurve ab, so daß durch Bestimmung der *Rk* zu einem beliebigen Zeitpunkt die Kurve hinreichend gekennzeichnet ist. Die Abfallsgeschwindigkeit der Ventilation ist fast stets langsamer als die des O_2-Verbrauchs. Das würde die Verwendbarkeit der Ventilation als Maßstab der Erholungsgeschwindigkeit, die infolge des Fortfalls der Gasanalyse erhebliche Vorteile bieten würde, ja auch in keiner Weise beeinträchtigen, wenn sich nur eine Korrelation zwischen Oxydation und Ventilation findet. Dies ist zwar, wie aus Berechnungen von Hebestreit[3] hervorgeht, zwischen den einzelnen Werten bei Normalen der Fall, aber nicht, wie die Versuche von Gollwitzer-Meier und dem Verfasser zeigen, zwischen normalen und kranken Versuchspersonen; hier liegen bei fast allen Krankheiten die pathologischen Werte in der normalen Schwankungsbreite, allerdings fast alle unterhalb des Durchschnittswertes. Es ergibt sich also hier zwar eine Herabsetzung des Durchschnittswertes und damit eine deutlich erkennbare Gruppenminderwertigkeit, dagegen ist eine individuelle Eignungsauswahl mit Hilfe der Bestimmung der Ventilations-*Rk* nicht möglich. Hinsichtlich der Bestimmung der CO_2-*Rk* begnügen wir uns mit der Angabe von Hebestreit, daß die Korrelation zwischen der O_2-*Rk* und der CO_2-*Rk* nicht besser, sondern eher schlechter ist als zwischen O_2-*Rk* und Ventilations-*Rk*.

[1] Simonson: Z. Arb.physiol. **1**, 564 (1929).
[2] Simonson u. Hebestreit: Z. Arb.physiol. **1**, 570 (1929).
[3] Hebestreit: Erscheint in Pflügers Arch. 1929.

Es wurde an anderer Stelle darauf hingewiesen (Beitrag „Energieumsatz"), daß für den Arbeitsvorgang selbst die Restitutionsgeschwindigkeit *während* der Arbeit (*Rk'*) wichtiger ist als die Erholungsgeschwindigkeit *nach* beendeter Arbeit (*Rk*). Auch auf die Berechnung der *Rk'* ist schon eingegangen. Der Verfasser konnte zeigen, daß der Bewegungsablauf, wie auch zu erwarten, von größtem Einfluß auf die Erholungsgeschwindigkeit während der Arbeit (mit anderen Worten auf die Größe der O_2-Aufnahme während der Arbeit) ist. Es geht damit beim Vergleich zwischen *Rk* und *Rk'* nicht nur die Restitutionsgeschwindigkeit als Maßstab individueller Eignung, sondern auch der Bewegungsablauf in das Versuchsergebnis ein. Ein niedriges Erholungsvermögen nach der Arbeit kann bis zu einem gewissen Grade ausgeglichen werden durch einen hinsichtlich der Oxydationsgeschwindigkeit vorteilhaften Bewegungsablauf. Gewiß ist dies für die wirkliche Eignung zur Standardarbeit sehr wesentlich, wofür auch die gute Korrelation von 0,69 in den Herbstschen Versuchen zwischen der O_2-Aufnahme während der Arbeit und den Leistungswerten (vgl. Beitrag „Energieumsatz") spricht. Aber es ist unmöglich, von den Verhältnissen der Standardarbeit auf den beruflichen Beschäftigungstyp zu schließen. Um die Methode praktisch brauchbar zu machen, wäre es nötig, für jeden Beruf charakteristische Standardarbeitstypen auszuarbeiten. Es ist unwahrscheinlich, daß sich eine derartige Arbeit lohnen würde. Etwas anderes ist es dagegen, wenn die Arbeitsleistung so hoch ist, daß sie durch die maximale O_2-Aufnahme begrenzt wird, ein Verfahren, welches Herbst zur Funktionsprüfung vorschlägt. Zweifellos drückt die maximal mögliche O_2-Aufnahme die Funktionstüchtigkeit in hohem Maße aus. Herbst konnte in einigen Fällen von Leichtkranken (kompensiertes Vitium, Emphysem) auch eine Herabsetzung der maximal möglichen O_2-Aufnahme feststellen. Tatsächlich aber scheidet dieses Verfahren wegen der Höhe der Arbeitsleistung zur Eignungswahl praktisch aus, wie Herbst selbst hervorhebt, obwohl sich bei den untersuchten normalen Versuchspersonen zwischen der Laufgeschwindigkeit beim 3000 m-Lauf und der O_2-Aufnahme während der Arbeit (= *Rk'*) nach Spearman die hohe Korrelation von 0,69 berechnen läßt.

Statt des Vergleichs von *Rk'* und *Rk* ist auch von mehreren, fast ausschließlich klinischen Seiten das Verhältnis vom Totalmehrverbrauch an O_2: Erholungsrückstand (oxygen debt) oder, was auf dasselbe hinausläuft, das Verhältnis von O_2-Mehrverbrauch während der Arbeitsleistung selbst zum Erholungsrückstand (oxygen debt) zur Beurteilung der Funktionstüchtigkeit herangezogen werden. Die Gründe zur Verwendung dieses Maßes dürften wohl hauptsächlich auf die an sich sehr einfache Handhabung zurückzuführen sein. Wir glauben allerdings, daß die Ungenauigkeiten dieses Verfahrens derart große sind, daß die Einfachheit nicht als Rechtfertigung angesehen werden kann. Die Verteilung des Totalmehrverbrauchs an O_2 zwischen Arbeit und Erholung ist von der *Rk* und dem Bewegungsablauf abhängig. Es gelten daher für diese Methode die gleichen Einwendungen wie gegen die Verwendbarkeit der *Rk'* für die funktionelle Eignungswahl. Dabei ist bei der Bestimmung der *Rk'* der Zeitfaktor ausgeschaltet, der bei Angabe des Verhältnisses zwischen O_2-Arbeit und O_2-Erholung eine sehr störende Rolle spielt. Bei einer derartigen Angabe lassen sich ohne Berücksichtigung der Arbeitsdauer keine sicheren Anhaltspunkte über die Erhloungsgeschwindigkeit finden, gleichviel um welchen Typ körperlicher Arbeit es sich handelt. Bei schwerer Arbeit oder auch bei mäßiger vor Erreichen des steady state verschiebt sich der Prozentanteil des Erholungsrückstandes am Gesamtarbeitsverbrauch derart, daß mit wachsender Zeit, d. h. auch mit wachsender Arbeitsgröße der Prozentanteil des Erholungsrückstandes am Gesamtverbrauch kleiner wird. Dieser zuerst verblüffende Befund liegt in der Eigenart des Kurvenverlaufs der

O_2-Aufnahme begründet (vgl. SIMONSON[1]). Beim *steady state*, bei welchem definitionsgemäß sich der Erholungsrückstand mit Fortdauer der Arbeit nicht mehr ändert, wird der Prozentanteil am Gesamtverbrauch ebenfalls um so geringer, je mehr die Arbeitsdauer beträgt. Die Verschiebung des Prozentanteils ist dabei naturgemäß außerordentlich groß. Beträgt z. B. bei einem Arbeitsumsatz von 8000 Calorien pro Minute der Erholungsrückstand nach 6 Minuten 6000 Calorien, so beträgt der Anteil am Gesamtverbrauch von 48000 Calorien 12,5%; bei Annahme eines steady state ist nach 12 Minuten der Erholungsrückstand ebenfalls nur 6000 Calorien, bei einem Gesamtverbrauch von 96000 Calorien also nur 6.25%, obwohl die Erholungsverhältnisse absolut die gleichen geblieben sind. Eine vergleichende Angabe des Erholungsvermögens als Prozentanteil am Gesamtarbeitsverbrauch, wie sie aus Gründen der Einfachheit ja auch durchaus zweckmäßig ist, kann also beim Vorhandensein eines steady state nur dann erfolgen, wenn der Gesamtverbrauch auf gleiche Zeit (z. B. eine Arbeitsdauer von 10 Minuten) umgerechnet wird.

Eine Berücksichtigung des Zeitfaktors ist in den Arbeiten von klinischer Seite (vgl. EPPINGER) in dieser Weise meist nicht geschehen; abgesehen davon, daß erst der Nachweis eines steady state geführt werden müßte. Es ist sogar unwahrscheinlich, daß es sich bei den Arbeiten von EPPINGER um einen steady state handelt.

Ein weiterer Faktor, der die O_2-Aufnahme während der Arbeit, besonders bei kurzfristigen Arbeitsleistungen, sehr maßgebend und störend beeinflußt, ist der individuell durchaus verschiedene Atemtyp. Je nachdem verschieden stark während der Arbeit geatmet wird, wird das Verhältnis von

$$\frac{\text{in der Arbeit aufgenommenen } O_2}{\text{in der Erholung aufgenommenen } O_2}$$

hoch oder niedrig sein: nach Versuchen des Verfassers kann sich bei 30 innerhalb einer Minute ausgeführten Kniebeugen das Verhältnis lediglich durch diesen Faktor um das Doppelte ändern. Ein interessanter Beitrag zu dieser Frage bildet die oben erwähnte Arbeit von ESIMOFF (l. c.).

Die oben gemachte Einschränkung der Verwendbarkeit des Verhältnisses der O_2-Aufnahme zwischen Arbeit und Erholung schließt natürlich nicht aus, daß besonders bei größeren Arbeitsleistungen, wie sie auch stets von den betreffenden Seiten verwandt wurden, erhebliche Abweichungen zwischen normalen und kranken Versuchspersonen gefunden werden. Die bei großer Arbeitsleistung gefundenen Unterschiede lassen aber keine Schlüsse auf das Verhalten bei geringerer Arbeitsleistung zu, und gerade zur Kennzeichnung von Leichtkranken bei mäßiger Standardarbeit, also zum Hauptanwendungsbereich einer physiologischen Eignungsauswahl, dürften die erörterten Fehlerquellen eine zu störende Rolle spielen.

Aus den Versuchen von GOLLWITZER-MEIER und dem Verfasser geht auch hervor, daß bei der mäßigen Arbeit des Kniebeugens, trotz der stets gleichbleibenden Dauer der Arbeitsleistung und des gleichbleibenden Rhythmus (also Ausschaltung des vorher erörterten Zeitfehlers), die Werte von Kranken oft in die normale Schwankungsbreite fallen, demnach sich auf Grund der Methode nur eine Gruppenminderwertigkeit ergibt und Schlüsse auf das einzelne Individuum nicht immer gezogen werden können.

Es sei anschließend auch noch auf folgendes hingewiesen: Wir wiesen an früherer Stelle darauf hin, daß die Funktionstüchtigkeit um so größer ist, je *größer* der maximale absolute Erholungsrückstand erhalten wird, während hier die Funktionstüchtigkeit um so besser ist, je *geringer* der relative Wert des Erholungsrückstandes im Verhältnis zum totalen Mehrverbrauch an O_2 ist. Beide Ergebnisse schließen sich nicht aus, vielmehr ist nur die Versuchsanordnung verschieden: einmal läßt man bis zur Erschöpfung arbeiten, das andere Mal

[1] SIMONSON: Pflügers Arch. **215**, Abb. 3, 738 (1927).

eine fixierte Arbeitsleistung verrichten. Doch läßt sich nicht leugnen, wenn ein und dasselbe Maß im gegensätzlichen Sinne verwendbar ist, daß hierdurch in die Methodik und die Beurteilung eine gewisse Unsicherheit hereinkommt, besonders wenn die Standardleistungen an der Grenze der individuellen Leistungsfähigkeit liegen, was bei pathologischen Fällen wohl auch häufig eintritt.

Zwischen dem O_2-Aufnahmevermögen pro Kilogramm Körpergewicht und der Schnelligkeit im 3000 m Lauf läßt sich nach den Herbstschen Werten nur ein Korrelationskoeffizient von 0,31 berechnen, d. h. es besteht praktisch beim Vergleich normaler Versuchspersonen keine Korrelation.

Dagegen findet Herbst die Grenze der maximalen O_2-Aufnahme während der Arbeit bei Steigerung der Laufgeschwindigkeit um so eher erreicht, je geringer leistungsfähig das Individuum ist. Auch diese Methode erscheint zur *sportlichen* Leistungsauswahl gut begründet und aussichtsreich, dagegen ungeeignet infolge der Höhe der Anforderungen zur Eignungswahl für berufliche Arbeitstypen.

Die *Ausnutzung des mit der Ventilation herangeführten* O_2 kann nur in grober Annäherung zur Eignungswahl herangezogen werden. Im allgemeinen dürfte zwar eine Versuchsperson, die den Ventilations-O_2 besser ausnutzen kann, leistungsfähiger sein als eine Versuchsperson mit geringer O_2-Ausnutzung. Die

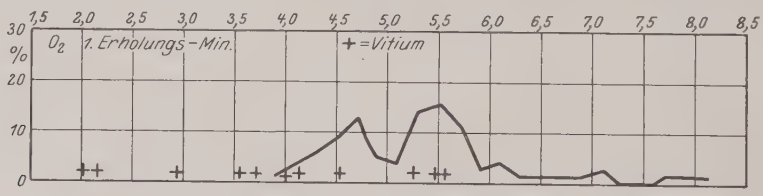


Abb. 227. Normale Verteilungskurve der Ausnutzung des Ventilations-O_2 in der 1. Erholungsminute nach 30 Kniebeugen; + = Fälle von Herzinsuffizienz.

Ergebnisse werden verfälscht durch die willkürliche oder auch verschieden starke reflektorische Beeinflussung des Atemzentrums. So schwankt schon in der Ruhe die O_2-Ausnutzung in eignen Versuchen innerhalb der weiten Grenzen von 2,3 bis 7,8%, ohne daß sich, wie in den Versuchen von Kaupp und Grosse[1], eine Korrelation mit der Körpergröße findet. Die Ausnutzung des Ventilations-O_2 bei körperlicher Arbeit ist wiederum bei einzelnen Arbeitstypen verschieden und bei der gleichen Arbeitsleistung innerhalb der Dauer des Respirationsversuches, wobei allgemein die normale Schwankungsbreite noch größer ist als in der Ruhe. So steigt beim Kniebeugen die O_2-Ausnutzung während der Arbeit, ist auch während der ersten Erholungsminute stärker als in der Ruhe, sinkt dagegen im weiteren Verlauf der Erholung meist unter den Ruheausnutzungswert und nähert sich gegen Ende der Erholung wieder der normalen Ruhe-O_2-Ausnutzung. Abweichungen bei pathologischen Fällen kommen, wie aus den Untersuchungen von Gollwitzer-Meier und dem Verfasser hervorgeht, sowohl im positiven wie im negativen Sinne vor. Schwerlich wird man einen Diabetiker mit verbesserter O_2-Ausnutzung in der ersten Erholungsminute für besonders leistungsfähig halten. Demgegenüber ist bei kreislaufkranken Versuchspersonen die O_2-Ausnutzung gegenüber der Norm meist herabgesetzt, mitunter außerordentlich weit über die normale Schwankungsbreite hinausgehend (s. Abb. 227). Viele pathologische Fälle liegen dagegen noch in der normalen Schwankungsbreite, allerdings meist unter dem normalen Durchschnittswert. Der Vergleich zwischen kranken (vorzugsweise kreislaufkranken) und gesunden Versuchspersonen ergibt allenfalls eine Gruppenminderwertigkeit; Schlüsse für das einzelne Individuum lassen sich aber nur in Extremfällen ziehen. Auch bei Gesunden läßt sich zwischen

[1] Kaupp u. Grosse: Klin. Wschr. **1927**.

Funktionstüchtigkeit und Ausnutzungskoeffizient der Atemluft beim 3000 m-Lauf nach den HERBSTschen Werten nur ein Korrelationskoeffizient von 0,4 errechnen, so daß von Korrelation nicht gesprochen werden kann.

Funktionstüchtigkeit einzelner Organsysteme.

Wir können uns in diesem Abschnitt erheblich kürzer fassen, da über die vielfachen Versuche, durch Feststellung der Funktionstüchtigkeit einzelner Organe etwas über die individuelle Leistungsfähigkeit auszusagen, vor kurzem (1927) durch DURIG[1] ausführlich berichtet wurde. Allgemein haben derartige Methoden für die Berufsauslese nur ein sekundäres Interesse, d. h. sie dürften wohl dann erst herangezogen werden, wenn eine Herabsetzung der allgemeinen Funktionstüchtigkeit festgestellt wurde.

In erster Linie wären auch hier die üblichen klinischen Untersuchungsmethoden zu erwähnen. Wie aus dem von DURIG herangezogenen reichen Tatsachenmaterial hervorgeht, kommen sie nur für eine grobe negative Auslese in Frage.

Auch die mechanische Untersuchung des Muskelsystems ist zur physiologischen Eignungsauswahl herangezogen (auch von psychotechnischer Seite). Entweder kommen hier Ermüdungsversuche mit Hilfe von Ergometern oder Messung der maximalen Spannungsentwicklung am Dynamometer in Frage. In beiden Fällen sind die Resultate willkürlich stark beeinflußbar. Beim Ermüdungsversuch ist besonders der Mossosche Ergograph in der ursprünglichen Form ungeeignet, da man aus der Funktionstüchtigkeit der Fingerbeuger nicht auf den Funktionszustand des ganzen Körpers schließen kann. Die maximale Kraftentwicklung wiederum sagt nichts über die muskuläre Ausdauer aus, die für industrielle Arbeitsleistung viel wichtiger ist. Gleichwohl wird man die leicht anwendbaren Methoden zur physiologischen Eignungswahl mit heranziehen, da sich besonders in Extremfällen in grober Annäherung etwas über die Funktionstüchtigkeit aussagen läßt. Zur Feststellung von Gruppenwerten scheint dagegen die Messung der maximalen Spannungsentwicklung (vgl. CATHCART-BEDALE, ELIASSOW, QUETELET, BETHE, REIJS, SCHOCHRIN u. a.) brauchbar zu sein.

Arbeitsphysiologisch von besonderem Interesse ist die Funktionstüchtigkeit des *Kreislaufs*, da ja die Grenze der Leistungsfähigkeit des Kreislaufs die Grenze der maximalen körperlichen Leistungsfähigkeit schlechthin bedingt.

In erster Linie käme eine zuverlässige Methode zur Bestimmung des Schlagvolumens und dessen Veränderung bei Arbeitsleistung in Frage. Die KROGH-LINDHARDsche Stickoxydulmethode ist für den Untersucher zu zeitraubend, da schon eine Stickoxydulanalyse im Haldaneapparat mindestens 20 Minuten in Anspruch nimmt. Auch bedarf es einer Einübung der Versuchsperson, um den geforderten Atemtyp zu erreichen; in vielen Fällen dürfte auch hieran bei ungeübten Versuchspersonen die Bestimmung scheitern.

Die technisch einfachere Jodäthylmethode nach HENDERSON[2] ist von STARR und GAMBLE[3] und LEHMANN[4] nachgeprüft worden, leider mit negativem Resultat.

Zur Prüfung der Leistungsfähigkeit des rechten Ventrikels gab BÜRGER[5] ein Verfahren an, welches darauf basiert ist, daß bei Aufrechterhaltung eines hohen Exspirationsdruckes von 40—50 mm Hg die Beanspruchung des rechten Ventrikels um so besser bewältigt werden kann, je funktionskräftiger dessen

---

[1] DURIG: Körper und Arbeit. Leipzig 1927.
[2] HENDERSON u. HAGGARD: Amer. J. Physiol. **75**.
[3] STARR u. GAMBLE: J. of biol. Chem. **71**, 508 (1927).
[4] LEHMANN, G.: Z. Arb.physiol. **1**, 114 (1929).
[5] BÜRGER: Klin. Wschr. **1927**.

Muskulatur ist. Als Maß der Funktionstüchtigkeit wird der Blutdruck angesehen. Tatsächlich findet BÜRGER den Blutdruck bei asthenischen Herzen sehr wesentlich herabgesetzt gegenüber normalen.

Eine praktisch wichtige Funktionsprüfung des peripheren Kreislaufs wurde von ATZLER und HERBST[1] angegeben (vgl. Abb. 228). Es handelt sich um eine für viele Berufe wichtige Prüfung der Eignung für das Stehen. Beim Stehen findet, wie ATZLER und HERBST auf plethysmographischem Wege feststellten, eine Blutanschoppung in den unteren Extremitäten statt, die um so größer sein wird, je weniger funktionstüchtig besonders das venöse System ist.

Abb. 228. Messung des Fußvolumens als Eignungsprüfung für stehende Berufe. (Nach LEHMANN.)

Auch mittels der Feststellung des Erholungsvermögens kann auf indirektem Wege die Eignung für stehende Berufe nachgewiesen werden; SIMONSON[2] fand eine Restitutionsverminderung beim Stehen proportional der Standdauer, und zwar schon bei einer Standdauer von 20 Minuten sehr deutlich ausgesprochen. Der Nachteil beider Methoden liegt in der langen Beanspruchung der Versuchsperson. Im übrigen ergänzen sich wohl beide in folgender Weise: die plethysmographische gibt in erster Linie die Funktionstüchtigkeit des venösen Kreislaufs in den unteren Extremitäten an, die indirekte mittels des Respirationsversuches wohl in erster Linie die allgemeine Verschiebung in den dynamischen Kreislaufverhältnissen, die sich ja nach LINDHARDT auch darin äußert, daß das Schlagvolumen im Stehen kleiner ist als beim Liegen.

Alkalireserve des Blutes. Es wurde bereits darauf hingewiesen, daß die Fähigkeit zu körperlicher Arbeit um so größer ist, je besser die entstehende Milchsäure neutralisiert werden kann. So fand HERXHEIMER[3] bei Trainierten höhere Werte der Alkalireserve als bei untrainierten.

Als direkte Methoden kommen in Betracht die Bestimmung der Alkalireserve (= CO_2-Speicherungsvermögen) des Blutes nach VAN SLYKE oder BARCROFT oder die Messung der Pufferungspotenz des Blutes nach G. LEHMANN.

Es wird hierbei die p_H des Blutes vor und nach Zusatz von Salzsäure bekannter Normalität bestimmt. Der Pufferungsgrad ist dann $Pg = \frac{s \cdot n}{(Ph_1 - Ph_2) \cdot a}$, wobei a die Menge

[1] ATZLER: Körper und Arbeit **4**, 365. [2] SIMONSON: Pflügers Arch. **214**, 403 (1926).
[3] HERXHEIMER: Z. klin. Med. **103**, 722 (1926).

des verwandten Blutes (= 5 ccm), s die Menge und n die Normalität der zugesetzten Säure, Ph_1 und Ph_2 die p_H des Blutes vor und nach Säurezusatz bedeuten.

Die notwendige venöse Blutentnahme schließt allerdings eine Verwendung dieser Methoden zur physiologischen Eignungsauswahl aus. Es wird daher sehr wichtig, wenn wir in dem Verfahren von MAGNE, wie G. LEHMANN hervorhebt, eine Möglichkeit zur indirekten Bestimmung der Alkalireserve hätten. MAGNE läßt Luftgemische mit steigendem CO_2-Gehalt einatmen und registriert die Zunahme der Ventilationsgröße. Je höher die Pufferungspotenz des Organismus ist, um so geringer wird die Zunahme des Ventilationsvolumens bei steigender CO_2-Konzentration sein. Jedoch wirkt eingeatmete CO_2 durchaus anders als im Körper entstehende, wie aus Untersuchungen von WINTERSTEIN und von GOLLWITZER-MEIER hervorgeht. Bei eingeatmeter CO_2 wird vorwiegend die reflektorische Vaguserregbarkeit geprüft, was für die körperliche Eignungsauswahl unwichtig ist. Auch ist das Resultat der Prüfung willkürlich in weitem Grade beeinflußbar. Ein Gleiches gilt für das Vermögen des Atemanhaltens, das bei der Auslese für die Mount-Everest-Expedition angewandt wurde. Auch die Prüfung der Vitalkapazität oder ihrer Verminderung nach Arbeit ist von vielen willkürlichen Momenten abhängig, so daß nur eine grobe negative Auswahl möglich ist (vgl. DURIG).

Die Bestimmung der alveolären CO_2-Konzentration ist gleichfalls von HERXHEIMER und ATZLER zur physiologischen Eignungswahl herangezogen worden. Das Verhalten der alveolaren CO_2-Konzentration ist jedoch in verschiedenen Phasen der gleichen Arbeit verschieden und auch verschieden bei verschiedenen Arbeitstypen. Es ist darum schwierig, ein einheitliches Maß zur Beurteilung zu finden.

Physiologische Eignungswahl für leichtere körperliche Arbeit.

Die Funktionstüchtigkeit für leichtere körperliche Arbeit beruht in erster Linie auf der Funktionstüchtigkeit der nervösen Zentralorgane und der Erregungsleitung. Da die Natur der zugrunde liegenden Stoffwechselvorgänge uns noch in weitem Maße unbekannt oder experimentell schlecht faßbar ist, so ist man hier großenteils auf empirische Proben angewiesen. Die entsprechenden Tests, die die Koordination (Geschicklichkeit) oder mehr charakterologische Momente zu erfassen suchen, auf die es bei den betreffenden industriellen Beschäftigungstypen ankommt, sind größtenteils von psychotechnischer Seite ausgearbeitet und ausgeprobt worden. Sie werden deshalb auch in dem Abschnitt „Psychologie der Arbeit" abgehandelt. An dieser Stelle seien daher nur einige wenige mehr physiologische Methoden erwähnt, die vielleicht imstande sind, die bisherigen psychotechnischen Tests zu ergänzen.

ASCHER teilte ein interessantes Beispiel des Einflusses der *Koordination* auf die Arbeitseignung mit: Er verglich in der Fabrik von Voigt & Häffner zwei Arbeiterinnen, deren Leistungen sich beträchtlich unterschieden. Zeitlupenaufnahmen und ihre Auswertung ergaben, daß bei der schlechten Arbeiterin die Geschicklichkeit der Hände eher noch größer war als die der besseren Arbeiterin. Die Arbeitsleistung (Kleinmontage) war jedoch auf Hand und Fuß verteilt, d. h. eine bestimmte Arbeitsoperation (Federdrücken) wurde durch Hebelübertragung mit dem Fuß betätigt. Es zeigte sich nun, daß bei der schlechten Arbeiterin die Koordination zwischen Fuß- und Handarbeit sehr viel schlechter war; auf diese Weise ließ sich der Arbeitsausfall vollkommen erklären. Es wird also bei derartigen Anforderungen auch auf das Koordinationsvermögen zwischen Hand- und Beinbewegungen zu achten sein, wofür sich ja einfache mechanische Tests ausarbeiten ließen.

Die Film- oder Zeitlupenaufnahmen eignen sich wenig zum Zwecke der Eignungsauswahl, da ihre Anwendung mit zu hohen Kosten und ihre Auswertung mit einem zu großen Zeitaufwand verbunden ist. Das letzte gilt auch für Bewegungsstudien mit Hilfe der Glühlämpchenmethode nach Gilbreth zum Nachweis der Geschicklichkeit, zumal für diesen Zweck von psychotechnischer Seite einfachere Verfahren vielfach mit Erfolg angewandt wurden (s. Beitrag „Psychologie der Arbeit"). In diesem Zusammenhange sei auch noch auf das einfache und aussichtsreiche, bisher aber noch nicht praktisch zur Anwendung gekommene Verfahren von Trendelenburg zum Nachweis der Geschicklichkeit hingewiesen: Die Geschicklichkeit der Finger hängt davon ab, wieweit eine Einzelinnervation möglich ist. Je ungeschickter eine Versuchsperson ist, um so ausgiebiger würde bei Ausführung einer Bewegung die Mitinnervation anderer Finger sein, die sich entweder in Mitbewegungen oder in der Versteifung der anderen Finger äußert. Trendelenburg[1] schlug für den Nachweis der Versteifung folgende Versuchsanordnung vor:

Die Hand wird auf einem Stativ befestigt, der Mittelfinger einem plötzlichen Federzug unterworfen und die Größe der Exkursion graphisch registriert. Ein zweiter gleichartiger Versuch wird angeschlossen, aber mit dem Unterschiede, daß jetzt vom Daumen eine zweite Feder straff angespannt gehalten wird. Findet eine Mitinnervation statt, so ist die zweite Exkursion erheblich geringer als die erste. Nach G. Lehmann fällt es vielen Versuchspersonen schwer, ein willkürliches Nachgeben oder reflektorisches Gegenspannen im Momente des Ruckes am Mittelfinger ganz zu vermeiden. Lehmann schlägt deshalb vor, statt der Länge der Mittelfingerexkursion deren Geschwindigkeit im Anfangsteil zu messen.

VII. Körperstellung und Arbeit.

Der Energieverbrauch bei den verschiedenen Körperstellungen ist vielfach untersucht worden (Literatur, Beitrag „Energieumsatz"), es ergeben sich zwischen Liegen, Sitzen und schlaffem Stehen keine beträchtlichen Unterschiede. Dagegen ist das Erholungsvermögen im Sitzen und besonders im Stehen gegenüber dem Liegen nach Untersuchungen des Verfassers herabgesetzt, wodurch die bekannte Ermüdbarkeit bei längerem Stehen hinreichend erklärt wird. Die Ursache liegt in einer Veränderung der dynamischen Kreislaufverhältnisse, die durch Lindhardt mit Hilfe der Untersuchung des Schlagvolumens (Verminderung beim Stehen) und von Atzler und Herbst durch plethysmographische Untersuchung des Fußvolumens (Vergrößerung beim Stehen) nachgewiesen wurde. Durch die Verminderung des Blutzustromes zu den arbeitenden bzw. restituierenden Muskeln ist die Verschlechterung der Erholung durchaus erklärlich. In diesem Zusammenhang seien auch die Untersuchungen von Horiuchi[2] erwähnt, der bei dosierter Abdrosselung des Blutzustroms zum Gehirn eine Verschlechterung des Wirkungsgrades (beschleunigter Eintritt der Ermüdung) sah. Die Kreislaufverschiebung beim Stehen muß sehr ähnlich wirken, und tatsächlich fand der Verfasser auch nach längerem Stehen den Wirkungsgrad körperlicher Arbeit verschlechtert.

Die schon vor längerer Zeit angestrebte und jetzt in allgemeiner Durchführung begriffene Beseitigung des Stehens durch Schaffen günstiger Sitzgelegenheiten erfährt hiermit die physiologische Begründung[3]. Eine ausgezeichnete Übersicht über die von technischer Seite aufgewandten Bemühungen zur Verbesserung der Sitzgelegenheten findet sich in der Sonderveröffentlichung des Reichsarbeitsblattes „Der Arbeitssitz", Berlin 1929. Es sei besonders auf das reichhaltige Bildmaterial hingewiesen!

---

[1] Trendelenburg: Arch. f. Psychol. **74**, 303 (1925).
[2] Horiuchi: Z. Arb.physiol. **1**, 75 (1928).
[3] Vgl. Ascher: Beiheft 9 z. Zbl. Gewerbehyg. **1928**.

In vielen Fällen dürfte auch, nach einem Vorgang von VERNON[1], ein wiederholter Wechsel der Körperstellung vorteilhaft sein. VERNON fand die Leistung vom Federergometer dann am größten, wenn die Arbeit abwechselnd im Stehen und Sitzen geleistet wurde. Diese Beobachtung kann vielleicht in eine von WYATT und FRASER[2] allgemeinere Gesetzmäßigkeit eingeordnet werden, wonach wechselnde Arbeitsbedingungen stets günstiger sind als gleichmäßige.

Von großer Bedeutung ist auch die Frage, wie die Körperstellung als solche in die Arbeit eingeht und hierdurch die Arbeitsbedingungen beeinflußt. Direkt ist diese Fragestellung noch nicht — abgesehen von einer bisher unpublizierten Untersuchungsreihe von HEBESTREIT und dem Verfasser — angegangen worden, doch lassen sich aus den Versuchen von ATZLER und seinen Mitarbeitern hierfür schon viele wertvolle Anhaltspunkte entnehmen. Besonders von Interesse scheinen die Untersuchungen von BAADER und LEHMANN[3] über das Mauern; BAADER und LEHMANN fanden beim Mauern den Energieverbrauch am größten bei den niedrigen Höhen, woraus zweifelsohne der ungünstige Einfluß des Arbeitens in gebückter Körperstellung, die einen ziemlich hohen Eigenenergiebedarf erfordert, hervorgeht. Auch aus den Untersuchungen von KOMMERELL[4] über das Schaufeln in gebückter Haltung geht das gleiche hervor; es ergab sich hier der praktisch sehr interessierende Befund, daß bei Beschränkung der Haltung (Stollenhöhe) von 140 auf 120 cm keine deutliche Verschlechterung des Wirkungsgrades resultiert, dagegen führt eine Herabsetzung der Höhe von 120 auf 100 cm eine Verschlechterung des Wirkungsgrades um 10% herbei. Dies liegt wohl neben der verstärkten Haltearbeit der Rückenmuskeln daran, daß bei 120 cm Höhe die Beine im Knie noch gestreckt gehalten werden, was bei 100 cm Höhe nicht mehr möglich ist. Die beobachteten Unterschiede gelten strenggenommen nur für die Körperlänge der Versuchspersonen von 172 cm; für kleinere Personen dürfte die Grenze etwas niedriger, für größere etwas höher anzusetzen sein.

HEBESTREIT und der Verfasser (Versuche bisher noch unveröffentlicht) untersuchten beim horizontalen Zug den Einfluß verschiedener Körperstellungen auf den Arbeitseffekt. Es wurde hier der ermittelte Wirkungsgrad mit dem physikalisch aus den Bewegungsstudien und Kraftübertragungen errechneten verglichen. Es wurden an vier konstitutionell sehr verschiedenen Versuchspersonen folgende Körperstellungen untersucht: Stehend mit geschlossenen Füßen, stehend mit Voranstellung eines Fußes, stehend mit Brustschild (welches die horizontale Kraftkomponente auffängt), sitzend mit und ohne Brustschild. Erklärlicherweise ist der Bewegungsablauf und die Kraftübertragung, damit auch die vom Körper tatsächlich geleistete physikalische Arbeit bei den verschiedenen Stellungen in ziemlich übereinstimmender Weise bei allen vier Versuchspersonen verändert. Die gefundenen Veränderungen des Wirkungsgrades bei zunehmender Belastung erfahren durch die mechanischen Untersuchungen ihre Erklärung.

Es ergab sich u. a. der gefühlsmäßig zuerst verblüffende und praktisch nicht uninteressante Befund, daß horizontale Zugarbeit im Sitzen günstiger geleistet wird als im Stehen (günstigere Hebelbedingungen und günstigere Lage des Schwerpunktes).

Wir können an dieser Stelle nicht auf die umfangreichen Untersuchungen eingehen und beschränken uns auf die Wiedergabe des Wirkungsgrades an einer Versuchsperson bei den extremsten Haltungstypen: „stehend mit geschlossenen

---

[1] VERNON: Industr. Fat. Res. Board, Rep. Nr 29 (1924).
[2] WYATT u. FRASER: Industr. Fat. Res. Board, Rep. Nr 52 (1928).
[3] BAADER u. LEHMANN: Z. Arb.physiol. **1**, 40 (1928).
[4] KOMMERELL: Z. Arb.physiol. **1** (1928).

Füßen" mit ausgeprägter dynamischer Arbeit und „sitzend mit Brustschild", wobei das Brustschild die ganze Haltearbeit abnimmt, so daß allein die Armmuskulatur die Arbeit leistet. Wir sehen beim Sitzen mit Brustschild keine Veränderung des Wirkungsgrades bei ansteigender Belastung, beim Stehen mit geschlossenen Füßen dagegen ein ständiges Absinken des Energieverbrauches (bessere Ausnutzung der Leerbewegung). Dabei verdient hervorgehoben zu werden, daß 30maliges Ziehen des Gewichts von 30 kg innerhalb 1 Minute die Grenze der Leistungsfähigkeit der Versuchsperson darstellt. Bei den anderen Versuchspersonen fanden sich beim Sitzen mit Brustschild analoge Verhältnisse, beim Stehen dagegen bei den schwächlichen Versuchspersonen ein Wiederanstieg bei der höchsten Belastung. Es verdient hervorgehoben zu werden, einen wie verschiedenartigen Arbeitstyp die gleiche äußere Arbeitsleistung bei verschiedener Körperstellung darstellen kann. Die Bedeutung der richtigen Körperstellung für den optimalen Bewegungsablauf geht auch aus den Versuchen von Ascher hervor: Bei zu hoher Anordnung des Arbeitsstückes werden die Bewegungen viel ausfahrender und ausgiebiger, wie die Abb. 230 am Beispiel des Hobelns zeigt.

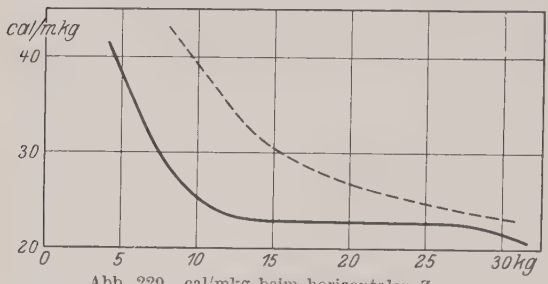


Abb. 229. cal/mkg beim horizontalen Zug.
—— sitzend mit Brustschild, - - - stehend mit geschlossenen Füßen.

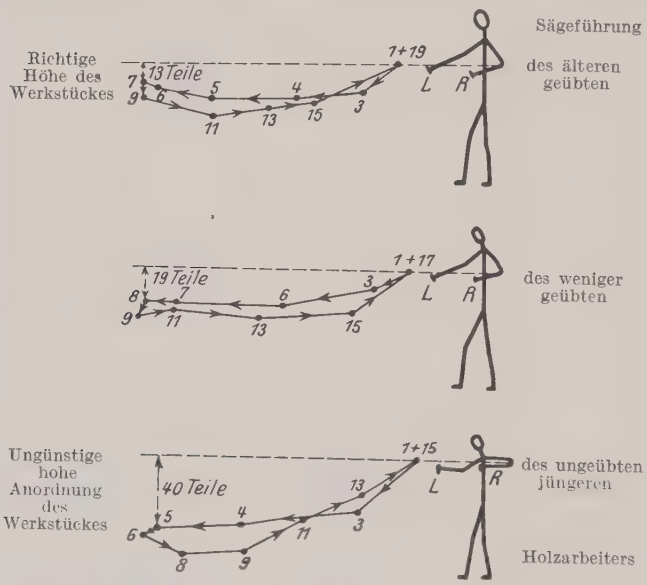


Abb. 230. Sägeführung des Holzarbeiters. (Aus Barth-Bode-Erben.)

VIII. Ermüdung und Erschöpfung.

Die Frage der industriellen Ermüdung und Erschöpfung wird bereits durch die vorstehenden Abschnitte berührt: Die arbeitsphysiologische Rationalisierung mit Hilfe direkter oder indirekter Methoden setzt die Ermüdungsbedingungen herab, die Fernhaltung funktionsuntüchtiger Individuen schafft für das einzelne Individuum eine verminderte Ermüdungsgefahr, und zumal die Untersuchung des Erholungsvermögens bei den verschiedenen Fragestellungen stellt ja den reziproken Faktor der Ermüdung dar. Im folgenden soll daher nur die Rede sein von Methoden, die uns direkt den Eintritt der Ermüdung anzeigen. Zwar kommt es, wie Durig ausführt, weniger darauf an, daß Ermüdung eintritt, als daß sie ausgleichbar ist; aber gleichwohl wäre es von außer-

ordentlichem Wert, über Methoden zu verfügen, die uns bereits den Beginn der Ermüdung anzeigen.

Auch hier liegen die Verhältnisse bei schwererer körperlicher Arbeit günstiger, da hier durch Respirationsversuche ziemlich zuverlässige Anhaltspunkte gewonnen werden können. Bei Ermüdung tritt eine *Verschlechterung des Wirkungsgrades* ein, deren Grund in dem Hinzutreten von Hilfsmuskelgruppen an Stelle der ermüdeten zu suchen ist. Dieses Moment drückt sich auch in einer Veränderung des Bewegungsablaufes aus, wie es sehr schön in den von ATZLER und Mitarbeitern aufgenommenen Filmen zum Ausdruck kommt.

Es spielt auch hier wohl der Faktor mit, daß zu den ermüdeten Muskeln verstärkte willkürliche Impulse gesandt werden, die durch Verstärkung des Erregungsumsatzes (d. h. Verschlechterung des Wirkungsgrades) die Aufrechterhaltung der Arbeitsleistung zu erzwingen suchen. Das Gefühl der subjektiven Anstrengung beruht wahrscheinlich auf der Verstärkung der nervösen Impulse. Nach Untersuchungen von HERBST und NEBULONI[1] steigt bei fortgesetzter Arbeit der O_2-Verbrauch als Ausdruck der Heranziehung von Hilfsmuskeln natürlicherweise um so rascher an, je höher die Arbeitsleistung pro Minute (bei Variation der Belastung am Fahrradergometer) ist. Die Form des Anstiegs ist jedoch bei leichter wie schwerer Arbeit die gleiche; hieraus wird geschlossen, daß bei leichter wie schwerer Arbeit die Hilfsmuskeln in gleicher Weise in Aktion gesetzt werden.

Auch mittels der Feststellung des Erholungsvermögens kann ein Kriterium für einen bestehenden Ermüdungszustand gewonnen werden. Der Verfasser[2] konnte bei der Untersuchung des Formens einen ungünstigen Einfluß vorangegangener Arbeit feststellen; es wurde das Formen in verschiedenen Typen (vgl. S. 554) mehrfach hintereinander ausgeführt, wobei der nächstfolgende Arbeitsversuch erst dann angestellt wurde, wenn der O_2-Verbrauch beim vorhergehenden Arbeitsversuch in der Erholung wieder zum Ruheniveau zurückgekehrt war.

Tabelle 19.

Datum	Arbeitstyp	Reihenfolge	Arbeitsdauer Minuten	Erholungsrückstand (Cal. *A.*)	Cal. *t*	*Rk*
19. III.	I	1	14,17	3745	140	1,09
	II	2	13,5	8310	3230	0,32
	III	3	14,46	8200	3635	0,27
20. III.	III	1	13,83	7190	2110	0,41
	II	2	10,45	8775	2995	0,36
	I	3	11,27	6200	2405	0,32
21. III.	III	1	17,0	6415	1525	0,48
	II	2	17,53	5065	1645	0,40
	I	3	14,67	6420	2675	0,29

Tabelle 19 zeigt, daß das Erholungsvermögen (*Rk*) bei jedem nachfolgenden Versuch niedriger liegt als bei dem vorhergehenden. Es läßt sich also deutlich ein restitutionsvermindernder Einfluß vorhergehender Arbeit nachweisen, trotzdem die Aufladung der Energiedepots längst beendet ist. Gerade eine Erfassung derartiger Spätwirkungen körperlicher Arbeit erscheint arbeitsphysiologisch wichtig, da die Schädigungen der industriellen Beschäftigung wohl in erster Linie durch das Fortbestehen derartiger, ursprünglich sicher reversibler, Veränderungen des Muskelzustandes bei der jahrelangen fortgesetzten einseitigen Beanspruchung bedingt sind. Die Erklärung dürfte vielleicht am ehesten mög-

[1] HERBST u. NEBULONI: Z. exper. Med. **57**, 450 (1927); hier auch Literatur.
[2] SIMONSON: Z. Arb.physiol. **1**, 540 (1929).

lich sein auf Grund der interessanten Befunde von EMBDEN und seinen Mitarbeitern JOST[1] und SCHMIDT[2], die am Muskelbrei von ermüdeten Muskeln eine verminderte Synthesefähigkeit zu Lactacidogen feststellten und dies auf eingetretene kolloidchemische Veränderungen (Alterungsprozesse) zurückführten.

An jugendlichen Individuen war dagegen bei kurzer Arbeitsleistung (1 Minute Kniebeugen) bei zwei aufeinanderfolgenden Arbeitsleistungen die Erholungsgeschwindigkeit bei der zweiten Arbeitsleistung meist etwas größer, was auf den fördernden Einfluß der Erweiterung der Blutcapillaren, die das Absinken des O_2-Verbrauchs überdauert, zurückgeführt werden kann. Die zweite Arbeitsfolge trifft dann auf günstigere Restitutionsbedingungen. Es erscheint demnach wahrscheinlich, daß bei körperlicher Arbeit zwei Vorgänge Platz greifen, die die Restitutionsgeschwindigkeit in entgegengesetzter Weise beeinflussen: als fördernder Einfluß der Erweiterung der Blutcapillaren, als hemmende kolloidchemische Änderungen, die aber erst bei länger fortgesetzter Arbeit überwiegen. Nach den EMBDENschen Untersuchungen und den eigenen Erfahrungen erscheint es nun sehr wahrscheinlich, daß die im Sinne einer verminderten Leistungsfähigkeit wirksamen kolloidchemischen Änderungen bei älteren Versuchspersonen eher und vielleicht intensiver auftreten als bei jüngeren. Natürlich stellt der Nachweis der Restitutionsverminderung bei längerer fortgesetzter Arbeit nicht schlechthin den Nachweis der Ermüdung dar, aber es ist offensichtlich, daß derartige Veränderungen das Eintreten der Ermüdung sehr begünstigen müssen.

Bei leichterer körperlicher Arbeit sind wir noch vorwiegend auf Bewegungsstudien angewiesen. Daß sich der Bewegungsablauf bei Ermüdung ändern kann, wurde bereits erwähnt. Die Änderung des Bewegungsablaufs tritt aber vorwiegend bei schwerer körperlicher Arbeit ein, bei leichter Arbeit versagt, wie G. LEHMANN[3] hervorhebt, dies Kriterium, besonders bei fortschreitender Übung: „Schließlich erreichen wir einen Punkt, an dem das Ermüdungszeichen der typischen Kurvenänderung überhaupt nicht mehr eintritt." Jedoch führte das Studium des Bewegungsablaufes G. LEHMANN noch zu anderen Ermüdungskriterien, in erster Linie die zunehmende „Variabilität der Kurven". Es wird hierunter ein ähnlicher Vorgang verstanden wie etwa in Abb. 217, die in Umrißzeichnungen den Bewegungsbereich derselben Manipulation vor und nach Einführung der Armstützen zeigt. In ähnlicher Weise erweitert sich bei zunehmender Ermüdung der Bewegungsbereich. Ein Kriterium für die *statische Ermüdung* bildet der auftretende Tremor. Bei Bewegungsstudien wird man demnach darauf zu achten haben, ob eines der drei genannten Kriterien: veränderter Bewegungsablauf, zunehmende Variabilität der Kurven, einsetzender Tremor nachweisbar wird.

Diese Kriterien beruhen auf dem Nachweis von Koordinationsstörungen, weisen demnach den Ermüdungsvorgang nur mittelbar nach. Auch ist der Ausfall eines langdauernden Ermüdungsversuches von vielen sekundären gefühlsmäßigen und willkürlichen Momenten abhängig. Wie auch LEHMANN hervorhebt, wird man sich vor einer zu starken Bewertung der Bewegungsstudien als Ermüdungskriterium hüten müssen, wenn man sich auch ihrer mit gutem Erfolge bedienen kann. Vor allem schließt das Nichteintreten von sichtbaren Koordinationsstörungen keinesfalls beginnende zentrale Ermüdung aus.

Aussichtsreicher ist vielleicht das Verfahren der Chronaxiebestimmung nach LAPICQUE und BOURGIGNON[4], welches kürzlich von LEWY[5] mit gutem Er-

[1] EMBDEN u. JOST: Hoppe-Seylers Z. **165**, 224 (1927).
[2] SCHMIDT: Z. Arb.physiol. **1**, 136 (1928).
[3] LEHMANN, G.: Beiheft 7 z. Zbl. Gewerbehyg. **1928**.
[4] BOURGIGNON: La Chronaxie chez l'homme. Paris 1926.
[5] LEWY: Klin. Wschr. **1929**.

folge zur Diagnose der Anfangsstadien gewerblicher Bleivergiftung verwandt wurde, oder ein neuerdings von ATZLER mitgeteiltes Verfahren von G. LEHMANN. Dies beruht experimentell auf dem Vergleich der Bewegungsgeschwindigkeit der Fingerbeuger und der stets zu beobachtenden rhythmischen Unterbrechungen des Bewegungsvorganges. Hieraus werden in geistreicher Weise Schlüsse auf die zentralen Erregungs- und Restitutionsvorgänge gezogen. Bei Auswertung dieser Methode zeigte es sich, „daß bei Ermüdung die Aufladungsdauer der Ganglienzellkomplexe verlängert ist". Auch LAPICQUE fand beim ermüdeten Muskel eine Verlängerung der Chronaxie. Eine Anwendung dieser beiden Methoden als praktisches Ermüdungskriterium ist bisher nicht erfolgt.

(Im übrigen sei hier auf den nächsten Teil dieses Beitrages „Psychologie körperlicher Arbeit" hingewiesen.)

„Ermüdung" läßt sich von „Erschöpfung" nicht in einheitlicher Weise abgrenzen, da die zugrunde liegenden Prozesse vielfach identischer Natur und nur quantitativ verschieden sind. Die Ermüdung wird man sich im Gegensatz zur Erschöpfung vielleicht eher als eine reversible Schädigung durch Anhäufung von Stoffwechselspaltprodukten (bei muskulärer Arbeit in erster Linie wohl Milchsäure) vorzustellen haben. Daneben spricht aber auch bei der Ermüdung das Verhältnis von Aufladung zur Entladung der Energiespeicher eine große Rolle. Den Zustand langanhaltender Entladung wird man eher als Erschöpfung zu bezeichnen haben. Den Übergang bilden vielleicht die bereits erwähnten Befunde des Verfassers, aus denen eine länger anhaltende Verminderung der Restitutionsfähigkeit bei fortgesetzter Arbeit hervorgeht. Diese Veränderungen lassen sich weder voll mit dem Begriff der Ermüdung noch mit dem der Erschöpfung zur Deckung bringen, aber der Nachweis derartiger Veränderungen zeigt, daß fortgesetzte körperliche Tätigkeit die Disposition zum Eintreten der Erschöpfung setzt.

Zur Energielieferung für körperliche Arbeit spielen K.H. (s. Beitrag „Energieumsatz") zweifellos eine bevorzugte Rolle; nach anstrengender Arbeit läßt sich noch für lange Zeit eine Umwandlung von Fetten in K.H. durch Erniedrigung des R.Q. nachweisen (tertiäre Erholungsphase nach HILL). ZUNTZ und SCHUMBURG[1] fanden bei anstrengenden Märschen mit jedem folgenden Tage die Ruhe-R.Q. tiefer, Befunde, die DURIG bestätigen konnte. Sie schlossen daraus auf einen Tiefstand der Glykogenvorräte und folgerten, daß bei anstrengenden Märschen nach jedem dritten Tage ein Ruhetag zur Auffüllung der K.H.-Vorräte eingeschaltet werden sollte.

Es lag nahe, auch bei industrieller Tätigkeit den Verlauf des Ruhe-R.Q. und besonders des spezifischen Arbeits-R.Q. zu verfolgen. Ein Nachweis eines ähnlichen Erschöpfungszustandes der Glykogendepots als Folge der industriellen Beschäftigung wäre für die praktisch sehr bedeutungsvolle Frage der notwendigen Erholungstage bzw. der Anzahl der täglichen oder wöchentlichen Arbeitsstunden von Bedeutung. Der Verfasser untersuchte beim Formen (vgl. 554), einer ziemlich schweren körperlichen Arbeit, den Ruhe- und den spezifischen Arbeits-R.Q. und fand bei beiden, besonders beim spezifischen Arbeits-R.Q., eine ausgesprochene Parallelität zum Wochentage: Am Anfang der Woche waren die R.Q. am höchsten, am Freitag und Sonnabend am niedrigsten. Oberhalb des Mittelwertes des spezifischen Arbeits-R.Q. von 0,79 lagen ausschließlich die Werte von Montag bis Donnerstag, unterhalb von Freitag und Sonnabend. Dabei lagen hier die Werte des spezifischen Arbeits-R.Q. großenteils unter 0,71, d. h. schon zur Energielieferung während der Arbeit war Umwandlung von Fetten in

[1] ZUNTZ u. SCHUMBURG: Physiologie des marches. Berlin 1902.

K.H. notwendig. Die Versuche ergeben, daß die $1^1/_2$ freien Tage (Sonnabend nachmittag und Sonntag) zur Auffüllung der K.H.-Depots ausreichen (wobei allerdings darauf geachtet wurde, daß die Versuchsperson ein geregeltes Leben führte). Gleichwohl ergibt sich aus den Versuchen die Anregung, beim Formen bei einem achtstündigen Arbeitstag nach 5 Arbeitstagen schon den Erholungstag einzuschalten, um einen derartigen Tiefstand der Glykogendepots zu vermeiden. Auch für viele andere industrielle Beschäftigungstypen dürfte arbeitsphysiologisch die gewohnheits- und kalendermäßige Festsetzung von einem Erholungstag auf 6 Arbeitstage nicht das Richtige treffen. Bei Fortsetzung der Untersuchungen über das Formen von DOLGIN und dem Verfasser[1] an 4 Arbeitern ergab sich, daß nach Beendigung der Tagesarbeit ein Tiefstand der Glykogendepots vorhanden ist, der sich darin äußert, daß bei allen 4 Versuchspersonen der spezifische Arbeits-R.Q. bedeutend (ca. um 0,1) niedriger ist als der Ruhe-R.Q. Berechnungen des durchschnittlichen täglichen Kraftverbrauchs beim Formen ergeben, daß der Kraftbedarf mit 2400 Calorien zu hoch ist, als daß während der Arbeit eine ausreichende K.H.-Zufuhr erfolgen könnte.

---

[1] SIMONSON u. DOLGIN: Z. Arb.physiol. **1930**.

Die Arbeitsfähigkeit des Menschen in ihrer Abhängigkeit von der Funktionsweise des Muskel- und Nervensystems.

Von

Kurt Wachholder

Breslau.

Mit 11 Abbildungen.

Zusammenfassende Darstellungen.

Atzler, E.: Physiologische Rationalisierung in Atzlers Handb. d. Arbeitsphysiologie: Leipzig: Thieme 1927 — Probleme und Aufgaben der Arbeitsphysiologie. Erg. Physiol. **27**, 709 (1928). — Durig, A.: Die Theorie der Ermüdung, und ferner: Die Ermüdung im praktischen Betrieb, in Atzlers Handb. d. Arbeitsphysiologie. Leipzig 1927. — Hill, A. V.: Muscular activity. Baltimore 1926. — Muscular movement in man: the factors governing speed and recovery from fatigue. New York, London 1927. — Wachholder, K.: Willkürliche Haltung und Bewegung. insbesondere im Lichte elektrophysiologischer Untersuchungen. Erg. Physiol. **26**, 568 (1928) München: Bergmann 1928.

Einleitung: Die verschiedenen Arten der Arbeitsbeanspruchung.

Wenn man sich mit der Bedeutung der Funktion unseres Nerven- und Muskelsystems im Rahmen der speziellen Probleme der Arbeitsphysiologie beschäftigen will, so muß man sich zunächst darüber klar werden, was denn der Eigenart unseres motorischen Apparates entsprechend, physiologisch überhaupt unter Arbeit zu verstehen ist. Dies ist darum erforderlich, weil der Gesamtenergieverbrauch unserer Arbeitsorgane, der Muskeln, nicht in direkter Beziehung steht zu dem, was man physikalisch unter Arbeit zu verstehen pflegt, sondern zu der Menge der entwickelten Spannung, also zu dem Produkte aus Spannung mal Zeit. Das heißt, daß die Grundleistung unserer Muskeln nicht Arbeit im physikalischen Sinne, sondern Spannungsentwicklung ist. Ob dann diese Spannung in Arbeit im physikalischen Sinne übergeführt wird oder nicht, das hängt von der Größe der der Spannung entgegenwirkenden Belastung ab, ist also physiologisch eine sekundäre Frage. Auch Spannungsentwicklung ohne Bewegung, z. B. beim Tragen von Lasten, ist mit Energieverbrauch verbunden. Die Physiologie kennt darum nicht nur die dynamische Arbeit der Physik, sondern auch statische Arbeit. Ja die statische oder Haltungsarbeit ist sogar die einfachere Art der Beanspruchung, von der man zweckmäßigerweise auszugehen hat, da es sich hier lediglich um Spannungsentwicklung handelt. Wie dann die entwickelte Spannung in Bewegung übergeführt, dynamische Arbeit geleistet werden kann und von welchen Faktoren dies abhängt, das ist eine zweite kompliziertere Frage. Dazu kommt noch, daß rein statische Arbeit sehr häufig

vorkommt, dynamische Arbeit dagegen praktisch nie ohne einen mehr oder minder großen statischen Anteil. Einmal muß bei allen Arbeitsbewegungen der nichtbewegte Teil des Körpers als Stativ dienen, statisch festgestellt werden, und zweitens hat auch das bewegte Glied selbst außer bei schnellsten Bewegungen noch einen Teil Haltungsarbeit zu leisten, abgesehen davon, daß die Glieder neben der Bewegung zumeist noch mehr oder minder stark versteift werden. Auch aus diesem Grunde ist die statische Form der Arbeitsleistung der einfachere Fall, von dem die physiologische Behandlung zweckmäßigerweise auszugehen hat. Damit soll natürlich nicht gesagt sein, daß sie die leichtere Form der Arbeitsleistung sei. Wir werden sehen, daß das Gegenteil der Fall ist. Wenn im folgenden trotz der genannten praktisch meist vorkommenden Mischung statische oder Haltungsarbeit und dynamische oder Bewegungsarbeit als die beiden Grundanforderungen an unseren motorischen Apparat, als die beiden Grundtypen unserer Arbeitsleistung streng voneinander unterschieden werden, so rechtfertigt sich dies dadurch, daß die Beiden ganz verschiedenen Gesetzmäßigkeiten unterliegen und sich praktisch ganz verschieden auswirken. Die speziellen Probleme der Arbeitsphysiologie müssen darum für diese beiden Arbeitsarten getrennt behandelt werden.

Was nun diese speziellen Probleme der Arbeitsphysiologie anbetrifft, so handelt es sich, da Arbeit zuvorderst ein quantitativer, ein Mengenbegriff ist, im wesentlichen immer wieder um die 2 Fragen nach dem Arbeitsmaximum und dem Arbeitsoptimum. Das heißt, es handelt sich immer wieder um die beiden Hauptfragen: 1. welches Maximum an Arbeitsmenge kann in einer gegebenen mehr oder minder langen Zeit geleistet werden und 2. unter welchen Bedingungen wird die gegebene Arbeit so ausgeführt, daß sie für den Arbeitenden am ökonomischsten, am rationellsten ist.

Dabei ist die Frage, wann ein Arbeitsmaximum geliefert wird, leicht eindeutig zu beantworten. Bei der dynamischen Arbeit ist das bekanntlich dann der Fall, wenn das Produkt aus Kraft mal Weg, also die Meterkilogrammzahl in einer gegebenen Arbeitsperiode am größten ist; bei der statischen Arbeit dann, wenn das mit dem Produkte aus Spannung mal Zeit (Spannungszeit, Tragerekord) der Fall ist, also wenn die Kilogrammsekundenzahl am größten ist.

Wann ein Arbeitsoptimum vorliegt, ist dagegen nicht so leicht zu beantworten; denn hier kommt nicht nur die momentane Leistung in Frage, sondern auch die Erhaltung der dauernden Leistungsfähigkeit des Arbeiters. Das in der Arbeitsphysiologie bisher fast ausschließlich berücksichtigte Optimum der momentanen Arbeitsleistung liegt offenbar dann vor, wenn die Arbeit mit einem Minimum an Energieverbrauch, also mit dem größten energetischen Nutzeffekt ausgeführt wird. Es ist aber schon von verschiedenen Seiten (Durig[1], Simonson[2], Wachholder[3]) darauf hingewiesen worden, daß die mit dem besten Nutzeffekt erfolgte Art der Arbeitsausführung nicht ohne weiteres die für den Arbeitenden optimale zu sein braucht. Handelt es sich doch praktisch niemals nur um eine einzige Arbeitsleistung, sondern stets um eine wiederholte Beanspruchung; und für den Arbeiter ist das Optimum der Wiederherstellung der Leistungsfähigkeit, also der Erholung von der vorangehenden Arbeit mindestens ebenso wichtig, wie die energetisch möglichst rationelle Ausführung der einzelnen Arbeit. Es

[1] Durig, A.: Die Theorie der Ermüdung. Die Ermüdung im prakt. Betrieb. Atzlers Handb. d. Arbeitsphysiologie. Leipzig 1927.

[2] Simonson: Rationalisierung industrieller Arbeit nach physiologischen Gesichtspunkten. I. Mitt. Arb.physiol. **1**, 503 (1929).

[3] Wachholder, K.: Willkürliche Haltung und Bewegung. Erg. Physiol. **26**, 568, 766 (1928).

ist aber nicht von vornherein gesagt, daß Optimum des Nutzeffektes und Optimum der Erholung stets zusammenfallen müssen, und in der Tat scheint das nicht immer der Fall zu sein. Die Frage des Erholungsoptimums bedarf also besonderer Berücksichtigung. Aber auch damit ist die Frage des Arbeitsoptimums noch nicht erschöpft; denn selbst bei bestem Nutzeffekt und bester Erholung treten im Laufe der Jahre doch allmählich mehr oder minder starke Abnutzungserscheinungen auf, die nicht nur die Leistungsfähigkeit stark herabsetzen, sondern sogar zu schweren, anatomisch feststellbaren Schäden führen können (BAETZNER[1]). Neben den maximalen Nutzeffekt und die beste Erholung tritt demnach die geringste Abnutzung als drittes Kriterium für die Beurteilung des Arbeitsoptimums.

Nun werden aber nicht nur quantitative, sondern auch qualitative Anforderungen an die menschliche Arbeitsmaschine gestellt. Vom physiologischen Standpunkte aus lassen sich da alle vorkommenden Fälle auf folgende vier qualitative Grundanforderungen zurückführen, nämlich: 1. Kraft, 2. Dauer, 3. Schnelligkeit und 4. Geschicklichkeit. Dabei hängen diese vier funktionellen Anforderungen unter sich nach bestimmten, im einzelnen noch näher zu erörternden Gesetzmäßigkeiten zusammen. Als allgemeingültiges Prinzip des Zusammenhanges kann man hier nur sagen, daß, je höher die Anforderungen in einer der genannten Richtungen gestellt werden, desto mehr dies auf Kosten der anderen Anforderungen geht. Dabei interessieren arbeitsphysiologisch ganz besonders die Grenzfälle, d. h. die physiologischen Grenzen höchstgespannter einseitiger Anforderungen, z. B. die physiologische Grenze maximaler Krafteintwicklung. Außerdem interessiert hierbei noch die Rückwirkung auf die Gesamtarbeitsleistung, da sich bei solchen Grenzfällen der funktionelle Zusammenhang der einzelnen die Gesamtleistung zusammensetzenden Qualitäten am klarsten herauszustellen pflegt.

Wenn im folgenden die physiologischen Grundlagen für alle diese verschiedenen quantitativen und qualitativen Anforderungen an die menschliche Arbeitsmaschine klargelegt werden sollen, so kann ein einigermaßen vollständiges und richtiges Bild nur zustande kommen, wenn dabei vier physiologische Hauptfaktoren berücksichtigt werden, nämlich 1. die Leistungsfähigkeit des motorischen Apparates im engeren Sinne, und zwar a) in bezug auf maximale Spannungsentwicklung nach Höhe, Schnelligkeit und Dauer und b) in bezug auf maximale Widerstandsfähigkeit gegen Zugspannung; 2. die Verhältnisse der Gliedermechanik, 3. die Leistungsfähigkeit der zentralnervösen Innervation und Koordination und schließlich 4. die Leistungsfähigkeit des Kreislaufapparates und der Atmung. Hierbei liegen die Verhältnisse praktisch im allgemeinen so, daß die unter 2. bis 4. genannten Faktoren das durch 1. gegebene absolute Maximum meistens nicht unerheblich einschränken.

Es ist demnach ein recht kompliziertes System von Verhältnissen und Faktoren, das bei der Erörterung der menschlichen Arbeit vom physiologischen Standpunkte aus berücksichtigt werden muß. Aber es ist von größtem Werte, sich, ehe man an die Beurteilung der einzelnen Arbeitsformen herangeht, erst einmal darüber ganz klar zu werden, was hier alles mitspielt; denn der Fehler liegt nahe und ist nur zu oft schon gemacht worden, lediglich bloß nach einem dieser Faktoren zu urteilen. Ein derart einseitiges Urteil kann aber hier besonders verhängnisvoll sein, da es sich ja nicht nur um rein theoretische Erkenntnisse, sondern um die Schaffung exakter wissenschaftlicher Grundlagen für Fragen von ganz eminent praktischer Bedeutung handelt. Wenn nunmehr die genannten

[1] BAETZNER, W.: Sportschäden am Bewegungsapparat. Berlin-Wien: Urban & Schwarzenberg 1927.

verschiedenen Arten der Beanspruchung im einzelnen auf möglichst vielseitiger Weise nach Maximum und Optimum besprochen werden sollen, so können dem speziellen Thema dieses Abschnittes gemäß nur die unter 1. bis 3. genannten Faktoren ausführlich herangezogen werden, der vierte Faktor, Kreislauf und Atmung, dagegen nur insoweit, als dies zur Ergänzung des Bildes und um Fehlurteile zu vermeiden, unumgänglich notwendig erscheint.

I. Statische oder Haltungsarbeit.

1. Arbeitsmaximum.

Die Größe der geleisteten Arbeit ist bei rein statischen Verhältnissen gegeben durch das Produkt aus der Last, welche getragen wird, und der Zeit, während welcher dies der Fall ist. Dabei muß man natürlich den Hebelarm, mit welchem die Last auf das Glied wirkt, sowie das auch zu tragende Eigengewicht des Gliedes berücksichtigen. Exakter wäre es, nicht die Last, sondern die Spannung der Muskeln als Maß heranzuziehen und das Produkt aus Spannung mal Zeit (Spannungszeit HILL[1]) zu bilden, wobei man noch, um die Leistungen verschiedener Individuen miteinander vergleichen zu können, auf die Querschnittseinheit der tätigen Muskeln reduzieren kann (Tragerekord BETHE[2]). Letzteres ist jedoch schon beim ausgeschnittenen einzelnen Muskel ein schwieriges Ding, bei der Arbeitsleistung im ganzen Organismus vollends nur grob schätzungsweise möglich. Die vielverwandte Berechnung aus den anatomischen Daten ist hier nicht zulässig; denn die funktionelle physiologische Analyse hat ergeben, daß von den sämtlichen, ihrem anatomischen Verlauf nach für die betreffende Arbeitsleistung in Frage kommenden Muskeln bzw. Muskelpartien stets nur ein je nach den Verhältnissen wechselnder Teil aktiv tätig ist (HAAS[3], WACHHOLDER[4]). Dieser wechselt nicht nur bei demselben Individuum je nach der Gliedstellung (auch schon je nach der Stellung der benachbarten nicht direkt beteiligten Glieder) und bei gleicher Gliedstellung bei verschieden starker Belastung, sondern bei vollkommen gleicher Stellung und gleicher Belastung auch individuell je nach der körperlichen Stärke des Betreffenden. Praktisch arbeitsphysiologisch ist darum die Zurückführung der Arbeitsleistung auf die Querschnittseinheit des tätigen Muskels zur Zeit unmöglich und das gilt gleicherweise für die statische wie für die dynamische Arbeit. Wir müssen uns darum damit begnügen, die gesamte Arbeitsproduktion des ganzen Körpers oder eines Gliedes desselben unter verschiedenen Umständen miteinander zu vergleichen. Für die Frage nach dem Maximum der statischen Arbeitsleistung geht dies auf die Feststellung hinaus, bei welcher Größe der Last bzw. Muskelspannung bei einer gegebenen Gliedstellung das Produkt aus Last (Spannung) mal Zeit am größten ist. Diese Frage scheint zuerst von TREVES[5] untersucht worden zu sein, der sie dahin beantworten möchte, daß dieses Produkt von der Last unabhängig ist. Demgegenüber fand STUPIN[6], daß es mit zunehmender Last sinkt. Eigene zur Klärung dieses Widerspruches unternommene Versuche lieferten, obgleich nur vorläufig orientierend, doch schon ein ganz eindeutiges Bild. Versucht man z. B. den

[1] HILL, A. V.: The tension-time production of muscles. J. of Physiol. **54**, LIII (1920).
[2] BETHE, A.: Die Dauerverkürzung der Muskeln. Pflügers Arch. **142**, 291 (1911).
[3] HAAS: Über die Art der Tätigkeit unserer Muskeln beim Halten verschieden schwerer Gewichte. Pflügers Arch. **212**, 651 (1926).
[4] WACHHOLDER: Willkürliche Haltung und Bewegung. Erg. Physiol. **26**, 568, 597 (1928).
[5] TREVES: Über die Gesetze der willkürlichen Muskelarbeit. Pflügers Arch. **78**, 163 (1899).
[6] STUPIN, S.: Beiträge zur Kenntnis der Ermüdung beim Menschen. Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.) **12**, 149 (1902).

Arm ohne Belastung bzw. mit verschieden starker Belastung dicht oberhalb des Handgelenkes möglichst lange horizontal seitwärts ausgestreckt zu halten, so ergibt sich, wenn man das Eigengewicht des Armes ebenfalls als dicht oberhalb des Handgelenkes angreifend in Rechnung zieht (etwa 2 kg), für die verschiedenen Spannungszeiten nebenstehendes Bild (Tabelle 1). Die Spannungszeit ist, wie man sieht, bei weitem am größten, wenn nur das Eigengewicht des Gliedes getragen wird und nimmt bei gleichmäßig zunehmenden Zusatzbelastungen erst sehr schnell, dann immer langsamer ab. Das gleiche Ergebnis: geringerer Tragrekord bei größerer Belastung zeigen auch schon 2 Angaben der ersten von Bethe[1] aufgestellten Tragerekordstabelle; doch geht der Autor nicht näher darauf ein. Auch aus einer Tabelle von Atzler[2] läßt sich dasselbe errechnen, so daß ein allgemeingültiges Verhalten vorliegen dürfte. Die Gründe für diese Erscheinung sind weiter unten in dem Abschnitte über die maximale Dauer der statischen Arbeitsleistung erörtert.

Tabelle 1. Tragerekord des seitwärts ausgestreckten Armes bei verschieden starker Belastung.

Belastung am Handgelenk, das mit 2 kg angesetzte Eigengewicht des Armes eingeschlossen, in kg	Maximale Dauer in Minuten	Tragerekord in Kilogramm-Minuten
12	0,333	4
9	0,8	7,2
7	1,25	8,75
6	1,666	10
5	2,5	12,5
4	3,75	15
3	6	18
2	13	26

Es wäre aber nun sicherlich falsch, hieraus den Schluß zu ziehen, daß es für die Erzielung eines Maximums an statischer Arbeit praktisch immer nur auf die Anwendung einer möglichst geringen Belastung ankomme. Das gilt nur für den oben behandelten Fall einer einmaligen ununterbrochen durchgeführten Arbeitsleistung. Dieser Fall dürfte aber praktisch nur selten vorkommen; denn im praktischen Betriebe pflegt die spezielle körperliche Beanspruchung immer wieder durch kürzere oder längere Pausen unterbrochen zu werden. Damit verschiebt sich aber das Bild ganz wesentlich zugunsten stärkerer Belastung. Denn bei gleichem Arbeitsquantum gehen die Ermüdungserscheinungen viel schneller wieder zurück, wenn die Arbeit unter schwerer Belastung und entsprechend kürzerer Dauer ausgeführt worden ist, als unter geringer Belastung und längerer Dauer. Nach den bisherigen Ergebnissen der noch nicht abgeschlossenen Untersuchungen scheint es so, als wenn sich dann das Maximum gegen eine mittlere Belastung verschiebt. Ein endgültiges Urteil hierüber, sowie über die günstigste Pausenlänge und Häufigkeit kann jedoch noch nicht gegeben werden.

Bei einer nicht rein statischen, aber praktisch stark statisch durchsetzten Arbeitsleistung, nämlich bei oftmals wiederholtem maximalem Zug am Dynamometer hat Vernon[3] ausgedehnte Untersuchungen über den Einfluß von Pausen angestellt. Er findet ein Arbeitsmaximum, wenn zwischen die 24 Sekunden dauernden Arbeitsperioden Pausen von 8 Sekunden Dauer eingeschaltet werden. Im Übrigen findet er, daß es von außerordentlich förderndem Einfluß ist, wenn während der Ruhepausen selbst kleine Veränderungen der Körperstellung vorgenommen werden. Auch einzelne Arbeitszüge während der Ruhepause geben bessere Erhohlung als völlige Unbeweglichkeit.

---

[1] Bethe, A.: Tabelle 1 S. 301. Zitiert auf S. 590.

[2] Atzler, Herbst, Lehmann, Müller: Arbeitsphysiologische Studien. Pflügers Arch. **208**, 184 (1925); Tab. 16 S. 238.

[3] Vernon: The influence of rest-pauses and changes of posture on the capacity for muscular work Industrial fatigue research board. Report No. 29 (1924).

2. Arbeitsoptimum.

Ebenso wie für die Beurteilung des Maximums bei statischer Arbeit sind auch für die Beurteilung des Optimums hierbei die vorhandenen experimentellen Unterlagen in vieler Beziehung ungenügend. Sichergestellt ist nur folgendes: Wie verschiedentlich festgestellt wurde, steigt der Arbeitsstoffwechsel in einem erheblichen Bereiche proportional der Belastung an. Von einer bestimmten, individuell verschiedenen Belastung an schnellt er dagegen plötzlich stark in die Höhe. Das ist immer dann der Fall, wenn die Last für das Individuum so schwer ist, daß es sie nur mit großer Anstrengung zu tragen vermag. Atzler[1] führt das darauf zurück, daß es von dieser Belastung an dem Betreffenden unmöglich wird, die Innervation allein auf die zur statischen Arbeit erforderlichen Muskeln zu lokalisieren. Die direkte Feststellung der Muskeltätigkeit mittels der Registrierung der sie begleitenden elektrischen Erscheinungen (Aktionsströme) bestätigt das vollkommen[2]. Man sieht dann, daß es z. B. beim Tragen einer Last mit rechtwinklig gebeugtem Unterarm von einer gewissen Schwere an plötzlich nicht mehr gelingt, wie wünschenswert allein die Beuger willkürlich anzuspannen, sondern die Innervation springt auch auf die Gegenwirker (Antagonisten) über, in diesem Falle also auf die Strecker. Die Beuger haben dann nicht nur der Last entgegenzuwirken, sondern zugleich noch der Spannung der ebenfalls gegen sie ziehenden Strecker, wodurch ein erheblicher Teil ihrer Spannung für die nutzbare statische Arbeit verlorengeht. Für die statische Arbeitsleistung gibt es also eine obere Grenze der optimalen Belastung, die dadurch gegeben ist, daß bei ihrem Überschreiten das Einsetzen von nicht zur Arbeitsleistung gehörender Mitinnervationen unvermeidlich ist. Dieser Punkt ist an Hand des Sauerstoffverbrauches so präzis feststellbar, daß Atzler dies als eine Methode der Bestimmung der individuellen Leistungsfähigkeit vorgeschlagen hat. Technisch einfacher, weil nicht so langwierig, ist vielleicht die Feststellung dieses Punktes durch die Registrierung, von wann ab auch in den Antagonisten Aktionsströme auftreten. Dieser die statische Leistungsfähigkeit stark einschränkenden Irradiation der willkürlichen Erregung wird man offenbar dadurch am besten entgegenwirken, oder sie gar ganz vermeiden können, daß man die zu tragende Last auf eine möglichst große Muskelmasse verteilt, so daß der einzelne Muskel nicht maximal angespannt zu werden braucht und seine Erregung den kritischen Punkt, oberhalb dessen sie nicht mehr lokalisiert werden kann, nicht überschreitet. Ganz in diesem Sinne sieht man, daß bei den Berufslastträgern immer eine ganz geregelte Verteilung der Lasten geübt wird[3]. Im übrigen scheinen wir aber bei leichter bis mittelschwerer statischer Arbeit und auch bei schwerer, bei guter Verteilung der Lasten und dementsprechend nicht zu starker Beanspruchung der einzelnen Muskeln stets mit gleichem Nutzeffekte zu arbeiten.

Dies alles gilt jedoch nur unter Voraussetzung, daß das die Belastung tragende Glied trotz der Veränderung der Belastung stets die gleiche Stellung beibehält. Ist dies nicht der Fall, so kann der Nutzeffekt nicht unerheblich schwanken. Solche Schwankungen können einmal dadurch entstehen, daß die beanspruchten Muskeln (bzw. die Last) in verschiedenen Gelenkstellungen ein verschiedenes Drehmoment besitzen; doch dürfte dies von extremen Gelenk-

[1] Atzler: Handb. d. Arbeitsphysiol., S. 189f.

[2] Haas, E.: Untersuchungen über objektive und subjektive Ermüdung mit Hilfe der Aktionsströme. Pflügers Arch. **218**, 386 (1927).

[3] Über ökonomische Verteilung von Lasten siehe: Atzler u. Herbst: Die Ökonomie des Lasttragens über eine ebene Strecke. Arb. physiol. **1**, 54 (1828). — Klingendahl u. Pesonen: Die Einwirkung der Tragweise auf den Stoffwechsel. Skandin. Arch. f. Physiol. **54**, 169 (1928). — Patrizi: Del transporto dei bagagli a mano e a spalla. Bologna 1927.

stellungen abgesehen praktisch keine große Rolle spielen. Dagegen dürfte auch praktisch von Bedeutung sein, daß nach neueren Untersuchungen von ABRAMSON sowie von G. LEHMANN[1] der Energieverbrauch bei gleicher Spannungsentwicklung um so größer ist, je stärker die tätigen Muskeln in der betreffenden Gliedstellung verkürzt sind.

Wie es mit dem zweiten Kriterium des Arbeitsoptimums, nämlich der Erholungsmöglichkeit bei verschieden schwerer statischer Belastung bestellt ist, darüber ergeben uns die Aktionsstrombilder der Muskeln einige Anhaltspunkte (HAAS[2]). Da zeigt sich nämlich, daß bei ganz leichter Belastung die einzelnen Fasern der beanspruchten Muskeln nur periodisch tätig sind, mit ziemlich beträchtlichen Pausen. Schon bei mäßiger Belastung kommt es aber zu einer andauernden Aktionsstromsfolge, doch deutet manches darauf hin, daß hier die einzelnen Fasern abwechselnd tätig sind. Bei weiterer Belastung kommt es dann mehr und mehr zu einer gleichzeitig andauernden Tätigkeit aller Fasern. Bei ganz leichter Belastung dürften demnach die Verhältnisse in bezug auf die Erholung besonders günstig sein, indem hier die Fasern sich infolge der nur periodischen Tätigkeit schon während der Arbeit wieder erholen können. Mit der Belastung nimmt das dann mehr und mehr ab. Wie weit das auch praktisch eine Rolle spielt, bleibt fraglich. Nur soviel läßt sich sagen, daß z. B. beim Seitwärtshalten des ausgestreckten Armes erst bei einer Zusatzbelastung von 2 kg am Handgelenk die gleichzeitige dauernde Tätigkeit aller beteiligten Fasern deutlich zu werden beginnt. Bis zu dieser immerhin doch recht erheblichen statischen Arbeit dürfte demnach der genannte Faktor noch eine beträchtliche Bedeutung haben. Im Gesamteffekte steht dem freilich gegenüber, daß, um auf das gleiche statische Arbeitsquantum zu kommen, dann die Dauer der Arbeit entsprechend erhöht werden muß. Längerdauernde statische Arbeit scheint jedoch, wie wir noch sehen werden, in bezug auf die Erholung besonders ungünstig zu sein. Wie weit sich das gegenseitig auswirkt, ob und bei welcher Belastung ein Optimum vorliegt, darüber läßt sich zur Zeit nichts aussagen; denn exakte vergleichende Messungen, etwa an Hand der energetischen Restitutionskonstante SIMOMSONs[3], liegen nicht vor.

Noch weniger läßt sich zur Zeit über das dritte Kriterium des Arbeitsoptimums über die auf die Dauer eintretende mehr oder minder große Abnutzung aussagen. Daß eine solche vorhanden sein muß, hat SIMONSON[4] daraus entnommen, daß nach umfangreichen Untersuchungen von QUETELET, DEMENTJEFF, REIJS und CATHCART die am Dynamometer also statisch maximal entwickelbare Muskelkraft mit dem Alter abnimmt. So erreicht die Hubkraft der Rückenmuskeln nach REIJS[5] zwischen dem 25. und 35. Lebensjahre ein Maximum von 155 kg und nimmt von da an beträchtlich wieder ab (40 Jahre 122 kg, 50 Jahre 101 kg, 60 Jahre 93 kg). Ganz ähnlich sind die Ergebnisse von QUETELET und DEMENTJEF, nur finden diese Autoren einen weniger steilen Abfall. ASCHER (zit. bei SIMONSON[4])

---

[1] ABRAMSON, E.: Energieumsatz bei Muskelarbeit. Arbeitsphysiol. **1**, 480 (1929). — LEHMANN, G.: Die Abhängigkeit des Energieverbrauchs bei statischer Arbeit von der Muskellänge. Amer. Journ. of Physiol. **90**, 428 (1929). — Siehe auch TISSOT: Les lois du mouvement energétique dans les muscles en contraction volontaire (contraction statique). Arch. de physiol. 1897, S. 79.

[2] HAAS, E.: Über die Art der Tätigkeit unserer Muskeln beim Halten verschieden schwerer Gewichte. Pflügers Arch. **212**, 651 (1926).

[3] SIMONSON, E.: Zur Physiologie des Energieumsatzes beim Menschen. III. Weitere Beiträge zur Physiologie der Erholung bei körperlicher Arbeit. Pflügers Arch. **215**, 716 (1927).

[4] SIMONSON, E.: Rationalisierung industrieller Arbeit nach physiologischen Gesichtspunkten. I. Mitt. Arb.physiol. **1**, 503 (1929).

[5] REIJS: Über die Veränderung der Kraft während der Bewegung. Pflügers Arch. **191**, 234 (1921).

hat nun diese Ergebnisse in Verbindung gebracht mit dem sich bei verschiedenen Kategorien von Arbeitern statistisch aus dem Lohnabfall ergebenden Leistungsabfall mit zunehmendem Alter. Da ergibt sich bei den Kategorien mit schwerer körperlicher Arbeit (Zuschläger, Grobdrahtzieher usw.) ein erheblicher Lohnabfall, und zwar von um so früherem Alter an, je schwerer, d. h. mit stärkerer Kraftentwicklung verbunden, die Arbeit ist. Bei leichter körperlicher Arbeit, also bei Arbeit mit geringer Kraftentwicklung, z. B. bei Anstreichern, Feinmechanikern, ist der Lohnabfall viel geringer und tritt erst sehr viel später ein. Simonson zieht daraus die Schlußfolgerung, daß „die Einschränkung grober körperlicher Arbeit bei industrieller Beschäftigung eines der Hauptziele der Arbeitswissenschaft sei". Wie weit diese lediglich statistisch fundierte Schlußfolgerung richtig ist, bedarf noch der Prüfung. Dabei ist noch besonders zu ergründen, worauf denn die Abnahme der maximalen Muskelkraft mit dem Alter überhaupt beruht, ob auf einer Abnahme der muskulären oder der innervatorischen Leistungsfähigkeit oder auf der Abnahme anderer Funktionen (Kreislauf, Atmung). Erst dann wird man sich von dem Wesen und der Bedeutung der Abnützung durch körperliche Arbeit ein klares Bild machen können.

3. Maximale Kraftentwicklung.

Von besonderen qualitativen Anforderungen kommt bei statischer Arbeitsleistung zunächst die Forderung maximaler Kraftentwicklung in Frage. Eine absolute obere Grenze ist hier natürlich durch die Widerstandsfähigkeit der Muskeln, Sehnen und Knochen gegen Zugspannung gegeben. Dieses theoretische Maximum scheint aber bei der statischen Arbeitsleistung niemals oder jedenfalls nur sehr selten erreicht zu werden. Wenigstens ist mir nichts vom Vorkommen von Muskel- oder Sehnenrissen u. dgl. bei rein statischer Beanspruchung bekannt, während diese ja bei ruckartiger Spannungsentwicklung mit Bewegung der Glieder nichts Seltenes sind. Es scheint demnach der statischen Spannungsentwicklung im allgemeinen schon vorher durch einen anderen Faktor eine obere Grenze gesetzt zu werden. Da wäre zunächst daran zu denken, daß die maximale Spannung, welche unsere Muskelfasern zu entwickeln vermögen, viel geringer ist, als es die Festigkeit der Gewebe verträgt, zumal ja die Gewebe bei statischer Beanspruchung nicht plötzlichen starken Spannungsänderungen ausgesetzt sind. Es spricht aber manches dafür, daß dies nicht der begrenzende Faktor ist, daß dieser normalerweise überhaupt nicht im Muskel selbst zu suchen ist. Bekannt ist ja, daß wir im Zustande der Aufregung, Wut u. dgl. Muskelkräfte entwickeln können, die weit über das hinausgehen, was uns normalerweise möglich ist. Selbst bei maximaler willkürlicher Anstrengung holen wir demnach normalerweise nicht das an Spannung aus den Muskeln heraus, was er im Höchstfalle zu leisten vermag[1]. Im gleichen Sinne, daß es nicht ein muskulärer, sondern ein willkürlich innervatorischer Faktor ist, welcher normalerweise das Maximum der statischen Spannungsentwicklung begrenzt, spricht die Beobachtung, daß man durch elektrische Reizung des motorischen Nerven bzw. Muskels nicht unbeträchtlich größere Spannungen erreichen kann als bei maximaler willkürlicher Innervation (Reid[2]).

---

[1] Über mancherlei Abhängigkeiten der maximalen Muskelspannung von subjektiven und objektiven Faktoren berichtet D. Rancken: Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.) **41** (1921); **43** (1923).

[2] Reid, Ch.: The mechanism of voluntary muscular fatigue. Quart. J. exper. Physiol. **19**, 17 (1928).

Ebenso kann nach BETHE[1] bei passiver Beanspruchung, d. h. bei maximalem Widerstand gegen äußeren Zug oder bei Vernichtung dynamischer Kräfte durch Muskelanspannung (z. B. beim Tiefsprung) bedeutend, zum Teil bis 60% mehr Kraft entwickelt werden, als bei alleiniger maximaler aktiver Anspannung. Vermutlich dürfte sich dies so erklären, daß die bei starker Anspannung in den Muskeln bzw. Sehnen sicher entstehenden sensiblen Reize genau so hemmend in die weitere Reizung der Kraftentwicklung eingreifen, wie wir dies im nächsten Abschnitte für die maximale Dauer der Arbeitsleistung kennenlernen werden. Wenigstens hat sich für Tier und Mensch nachweisen lassen, daß der gleiche beim Tiere reflektorisch, beim Menschen willkürlich ausgelöste Innervationsimpuls nach Ausschaltung der Sensibilität durch Durchschneidung der sensiblen Rückenmarkswurzeln eine wesentlich heftigere Kontraktion auslöst als vorher. In der sensiblen „autogenen Hemmung"[2] der motorischen Innervation dürften wir demnach den Faktor zu suchen haben, der normalerweise die Spannungsentwicklung nach obenhin begrenzt.

Selbstverständlich gilt das nur für einen gegebenen Augenblick; denn wenn im Laufe der Zeit durch ein geeignetes Training die dem Individuum zur Verfügung stehende Muskelmasse wächst, so muß damit auch die maximal mögliche Spannungsentwicklung wachsen. Einmal ist ja diese Kraft dem Querschnitte sämtlicher tätiger Fasern (dem sog. physiologischen Querschnitte der Muskeln) proportional und wächst proportional mit ihm. Zweitens hat ein größerer Querschnitt dabei noch den Vorteil, daß für eine gegebene Leistung die einzelne Muskelfaser nicht so stark angespannt zu werden braucht, wodurch die hemmenden sensiblen Reizerscheinungen dann weniger intensiv werden. Dementsprechend sieht man Leute, welche große statische Leistungen vollbringen können (Lastträger, Schwerathleten) stets über dicke Muskelpakete verfügen. Aufgabe eines auf möglichste Kraftentwicklung gerichteten Trainings ist es demnach, diesen Querschnitt möglichst zu vergrößern.

Die Beurteilung dieses Querschnittes pflegt nicht ganz einwandfrei lediglich durch Messung des anatomischen Querschnittes, der Dicke der Muskeln, zu geschehen. Neuere Untersuchungen von PETOW und SIEBERT[3] haben hier gezeigt, daß das Dickenwachstum der Muskeln nicht durch das absolute Arbeitsquantum, das man von ihm fordert, bestimmt wird. Zwar ist ein gewisses, aber nicht sehr erhebliches Mindestquantum von Arbeit erforderlich, um überhaupt ein Wachstum zu erzielen, aber oberhalb desselben ist lediglich die geforderte Leistung, also die Arbeit pro Zeiteinheit maßgebend. D. h. ein geringeres Arbeitsquantum auf kurze Zeit zusammengedrängt, ist wirksamer als ein vielfach größeres auf längere Zeit verteilt. Man wird also ein auf Erzielung maximaler Kraftentwicklung gerichtetes Muskeltraining nicht auf riesige Arbeitsmengen durch Dauerbeanspruchung einzustellen haben, sondern auf große Leistungen in kurzen Kraftübungen. Im Training der Schwerathleten ist in den letzten Jahren bereits ein bemerkenswerter Wandel in dieser Richtung eingetreten.

---

[1] BETHE, A.: Aktive und passive Kraft menschlicher Muskeln. Erg. Physiol. **24**, 71 (1925). — HANSEN, HVORSLEV u. LINDHARD: „Aktive" und „passive" Muskelkraft. Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.) **54**, 99 (1928). — BETHE, A.: Die passive Kraft menschlicher Skelettmuskeln. Pflügers Arch. **222**, 334 (1929).

[2] FULTON u. LIDDELL: Observations on ipsilateral contraction and "inhibitory" rhythm. Proc. roy. Soc. Lond. B **98**, 214 (1925). — ALTENBURGER, H.: Untersuchungen zur Physiologie und Pathophysiologie der Koordination. 1. Mitt. Die Bedeutung der Sensibilität für die Agonistentätigkeit. Z. Neur. **116**, 471 (1928).

[3] PETOW u. SIEBERT: Studien über Arbeitshypertrophie des Muskels. Z. klin. Med. **102**, 427 (1925). — SIEBERT, W.: Ebenda **109**, 350 (1928).

Schließlich ist für die Möglichkeit maximaler Spannungsentwicklung noch die Stellung des betreffenden Gliedes von Bedeutung, wobei mehrere Faktoren von zum Teil entgegengesetzter Wirkung von Einfluß sind. Einmal wird alter physiologischer Erfahrung nach, die neuerdings mehrfach nachgeprüft und erweitert wurde (Literatur bei Fulton[1]), die Spannungsentwicklung des isolierten Muskels durch passive Dehnung weitgehend begünstigt. Dies erklärt z. B., warum beim Faustschluß, wenn die Hand dabei dorsalflektiert ist, bekanntlich sehr viel mehr Kraft entwickelt werden kann, als wenn sie volar gebeugt ist. Im ersteren Falle sind nämlich die die Kraft entwickelnden Fingerbeuger passiv gedehnt, im letzteren nicht. Aus dem gleichen Grunde ist nach Reijs[2] die von den Wadenmuskeln am Dynamometer, also statisch entwickelbare Kraft bei gehobenem Fußrücken anderthalbmal so groß wie bei gesenktem Fuß. Entsprechendes gilt nach ihm für die Ab- und Adductoren der Beine. In vielen Fällen, z. B. bei den Ellbogenbeugern findet man jedoch, daß die maximale Kraft nicht aus einer extremen Endstellung des Gliedes entwickelt werden kann, sondern aus einem ziemlich breiten mittleren Stellungsbereiche heraus (Bethe und Franke[3], Reijs). Die Wirkung der passiven Dehnung wird hier mehr als kompensiert dadurch, daß in anderen Stellungen, und zwar häufig im mittleren Stellungsbereich, der für die Kraftentwicklung wirksame Hebelarm der günstigste ist.

Außerdem ist es uns nach Untersuchungen von Wachholder und Altenburger[4] bei Arm und Hand innerhalb weiter Stellungsbereiche möglich, die Länge unserer Muskeln der jeweiligen Stellung anzupassen, so daß auch hierdurch der Einfluß der passiven Dehnung der Muskeln auf die Spannungsentwicklung stark eingeschränkt wird.

Wenn auch bei den einzelnen Gliedern die Verhältnisse anscheinend sehr verschieden sind, so scheint es doch, für jedes Glied einen bestimmten Stellungsbereich zu geben, in welchem maximale statische Kraft entwickelt werden kann. So ist unsere Hubkraft am größten, wenn unsere Hände etwa 60—75 cm oberhalb des Erdbodens angreifen (Vernon[5]). Es wird darum, wenn es bei der Bedienung einer Maschine auf maximale Kraftentwicklung ankommt, zweckmäßig sein, den Arbeiter so zur Maschine zu stellen, daß er innerhalb dieses Stellungsbereiches anpacken kann.

4. Maximale Dauer.

Die Frage nach der größtmöglichen Dauer einer Arbeitsleistung rührt an ein Hauptproblem der Arbeitsphysiologie, vielleicht sogar an ihr praktisch wichtigstes Problem, nämlich an das Problem der Ermüdung. Dabei ist das, was wir als Ermüdung zu bezeichnen pflegen, sicherlich ein ganz kompliziertes Ineinandergreifen der verschiedensten Faktoren, von denen bei der einen Art der Arbeitsleistung dieser, bei der anderen jener Faktor den Hauptanteil hat. Letzten Endes sind es natürlich immer irgendwelche objektive Veränderungen, welche die Ermüdung verursachen; aber diese wirken sich meistens, und bei der statischen Arbeitsleistung stets, erst auf dem Wege über das Gefühl aus. Mit der einzigen Ausnahme, daß eine auf die Ermüdung zurückzuführende

[1] Fulton, J. F.: Muscular contraction. London: Bailliere, Tindall a. Cox 1927.

[2] Reijs: Über die Veränderung der Kraft während der Bewegung. Pflügers Arch. **191**, 234 (1926).

[3] Bethe u. Franke: Beiträge zum Problem der willkürlich beweglichen Armprothesen. Münch. med. Wschr. **1919**. — Franke, Fr.: Die Kraftkurve menschlicher Muskeln bei willkürlicher Innervation. Pflügers Arch. **184**, 300 (1920).

[4] Wachholder, K. u. H. Altenburger: Haben unsere Glieder nur eine Ruhelage? Pflügers Arch. **215**, 627 (1927).

[5] Vernon: Zitiert auf S. 591.

wachsende Ungeschicklichkeit in der Bewegungsausführung die weitere Fortsetzung der Arbeit unmöglich macht, ist es darum praktisch immer dieser subjektive Anteil, ist es das Gefühl der Ermüdung bzw. das der Erschöpfung, was die Arbeitsleistung direkt begrenzt. Daraus folgt, daß das Problem der Ermüdung bzw. das Problem der größtmöglichen Dauer einer Arbeitsleistung von der Arbeitsphysiologie rein objektiv nicht gelöst werden kann, sondern nur unter eingehender Berücksichtigung dieses subjektiven Anteiles, des Ermüdungsgefühles.

Bekanntlich werden aber nun derartige Gefühle — man denke nur an Schmerz, Hunger u. dgl. — in ihrer Stärke nicht nur durch die Größe der ihnen zugrunde liegenden objektiven Veränderungen bestimmt, sondern auch durch psychische Einflüsse weitgehend quantitativ abgewandelt. Vor allem ist das Maß an Aufmerksamkeit, das man ihnen zuteil werden läßt, von großem Einfluß. Auf das Ermüdungsproblem übertragen heißt das, daß zwischen subjektiver und objektiver Ermüdung keine ganz festen Beziehungen zu erwarten sind. Das ist weiter auch schon darum nicht der Fall, weil es nicht gesagt ist, daß derjenige objektive Teilprozeß, welcher das Ermüdungsgefühl auslöst, also subjektiv die Leistungsfähigkeit begrenzt, zugleich auch derjenige ist, welcher dies in erster Linie objektiv tut. Nach alledem ist es nicht verwunderlich, daß in manchen Fällen eine weitgehende Diskrepanz zwischen subjektiver und objektiver Ermüdung zu beobachten ist.

Dies tritt nun besonders auffällig bei der statischen Arbeitsleistung hervor. Für diese ist seit langem bekannt, und wohl ganz unbestritten, daß hier außerordentlich rasch ein die weitere Fortsetzung der Arbeit unmöglich machendes starkes subjektives Ermüdungsgefühl auftritt und daß dadurch bei ihr die Verhältnisse in bezug auf größtmögliche Dauer der Beanspruchung außerordentlich ungünstig liegen, viel ungünstiger jedenfalls als bei dynamischer Arbeit. Die daraus zu ziehende praktische Schlußfolgerung ist natürlich, daß überall da, wo es auf möglichste Dauer ankommt, der statische Anteil einer Arbeit weitgehend einzuschränken ist.

Über die Gründe, warum die statische Arbeit so rasch ermüdet, gehen die Ansichten jedoch weit auseinander. Unbestritten ist noch, daß es nicht durch die Größe des Energieverbrauches verursacht sein kann. Dieser ist im Gegenteil, wie zuerst JOHANNSSON[1] feststellte und wie später für die verschiedensten statischen Beanspruchungen immer wieder bestätigt worden ist, im Verhältnis zur Stärke bzw. zur Frühzeitigkeit der subjektiven Ermüdung sogar außerordentlich gering. Z. B. findet man bei ruhigem, schlaffem Stehen gegenüber dem Liegen eine Umsatzsteigerung von nur wenigen, höchstens etwa 10% (Literatur bei SIMONSON[2]). Trotzdem ermüdet das Stehen subjektiv bekanntlich schon nach kurzer Zeit sehr. Im wesentlichen gibt es nun 2 miteinander streitende Ansichten über die Ursache der raschen Ermüdung bei statischer Arbeit. Nach der ersten, besonders von LINDHARD[3] vertretenen Ansicht, ist der Grund darin zu suchen, daß durch die dauernde Anspannung der Muskeln bei der statischen Arbeit die Blutgefäße komprimiert werden. Er glaubt, „daß die statische Muskelarbeit daher in großer Ausdehnung anaerob ist und daß die bei statischer Muskelarbeit schnell auftretende starke Ermüdung von einer Anhäufung von Milchsäure in den arbeitenden Muskeln herrührt". Nach dieser Ansicht wäre demnach die Dauer der statischen Arbeitsleistung nicht subjektiv, sondern objektiv be-

---

[1] JOHANNSSON u. KORAËN: Untersuchungen über die CO_2-Abgabe bei statischer und negativer Muskelarbeit. Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.) **13**, 229 (1903).

[2] SIMONSON, E.: Zur Physiologie des Stehens. Pflügers Arch. **214**, 403 (1926).

[3] LINDHARD, J.: Untersuchungen über statische Muskelarbeit. I. Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.) **40**, 145 (1920).

grenzt. Diese Ansicht kann sich einmal darauf stützen, daß VERZÀR[1] am Gastrocnemiuspräparat der Katze bei künstlicher Reizung während der Dauer der tetanischen Kontraktion eine beträchtliche Abnahme des durch den Muskel fließenden Blutstromes direkt messen konnte. Weiter fand er, daß die Sauerstoffaufnahme während der Arbeit auffallend wenig zunahm, wogegen unmittelbar nach Beendigung der Arbeit eine starke Stoffwechselsteigerung eintrat. Dasselbe eigentümliche zeitliche Verhalten des Sauerstoffverbrauches fand dann LINDHARD selbst bei verschiedenen gymnastischen Stellungen, die mit schwerer statischer Arbeit verbunden sind und spätestens nach 2 Minuten, meistens aber schon innerhalb einer Minute zu vollständiger Ermüdung führten, wie z. B. beim Beugehang an der Turnstange oder bei der gymnastischen Hockstellung. Dieses Verhalten des Sauerstoffverbrauches dient ihm, neben einigem anderem als Hauptstütze für die obige Ansicht. Diese Stütze wird jedoch stark bestritten. Verschiedene neuere Untersucher haben ein derartiges Verhalten des Stoffwechsels nur bei schwerster statischer Beanspruchung finden können und selbst hier lange nicht in dem Maße wie LINDHARD. So fanden CATHCART und Mitarbeiter[2] sowie DUSSER DE BARENNE und BURGER[3] bei mittelschwerer mehrere Minuten durchhaltbarer statischer Arbeit keine Stoffwechselsteigerung nach Beendigung derselben. Letztere weisen darauf hin, daß diese übrigens auch in einigen damit vergleichbaren Untersuchungen LINDHARDS nur gering ist oder gar fehlt. Schließlich zeigen Untersuchungen von ATZLER[4] und Mitarbeitern sehr schön, daß beim freien Halten verschieden schwerer Gewichte mit vorwärts gestreckten Armen der in die eigentliche Arbeitsperiode fallende prozentuale Anteil am Gesamtsauerstoff- bzw. Energieverbrauch zwar mit zunehmender Belastung sinkt, aber immer sehr groß bleibt. Selbst bei dem schwersten verwandten Gewichte, das nur weniger als eine Minute getragen werden konnte, betrug er immer noch 70%. Der von LINDHARD angenommene Sauerstoffmangel während der statischen Arbeit kann also selbst hier nur gering gewesen sein. Nach alledem scheint die mechanische Abdrosselung des Blutstromes höchstens bei stärkster statischer Beanspruchung eine nennenswerte Rolle zu spielen[5], kann aber auch hier nicht allein das so rasche Einsetzen der Ermüdungserscheinungen bei dieser Art der Beanspruchung erklären.

Nach der anderen, zuerst von FRUMERIE[6] vertretenen Ansicht beruht dies auf etwas ganz anderem, nämlich auf den stark schmerzhaften Sensationen,

---

[1] VERZÀR: Erg. Physiol. **15**, 1 (1916).

[2] CATHCART, BEDALE u. MCCALLUM: Studies in muscle activity. I. The static effort. J. of Physiol. **57**, 161 (1923).

[3] DUSSER DE BARENNE u. BURGER: Untersuchungen über den Gaswechsel des Menschen bei statischer Arbeit. Pflügers Arch. **218**, 239 (1927). — Siehe auch WHITE u. MOORE: Circulatory responses to static and dynamic exercise. Amer. J. Physiol. **73**, 636 (1925).

[4] ATZLER, HERBST, LEHMANN u. MÜLLER: Arbeitsphysiologische Studien. Pflügers Arch. **208**, 184 (1925).

[5] In einer während der Korrektur erschienenen Arbeit zeigen DOLGIN u. LEHMANN, Arb. physiol. **2**, 248 (1929), daß ein kräftiger Druck am COLLINschen Dynamometer bei abgeklemmter Brachialarterie ebenso lange ausgeführt werden kann wie bei freiem Blutstrome, geringerer Druck dagegen nur kürzere Zeit. Sie schließen daraus, daß durch kräftige Dauerkontraktionen eines Muskels die Blutzirkulation vollkommen abgedrosselt wird, betonen aber weiter selbst, daß hiermit die Auffassung, welche die rasche Ermüdung bei statischer Arbeit auf die Unterbrechung des Blutstromes zurückführt zwar stark an Wahrscheinlichkeit gewinne, aber noch nicht bewiesen sei. Im übrigen empfehlen die Autoren die Feststellung des Verhältnisses der möglichen Dauer des Handdruckes bei abgeklemmter Arterie und bei durchgängiger Arterie als Eignungsprüfung der Fähigkeit zu statischer Arbeitsleistung.

[6] FRUMERIE, K.: Über das Verhältnis des Ermüdungsgefühles zur CO_2-Abgabe bei statischer Muskelarbeit. Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.) **30**, 409 (1913).

die bei statischer Arbeit durch den dauernden Zug an den Sehnen und Muskeln ausgelöst werden. Später ist die Bedeutung dieses Faktors dann von DUSSER DE BARENNE und BURGER[1], ATZLER[2], HAAS[3] und REID[4] betont worden. Nach dieser Ansicht wäre also im Gegensatze zu der erstgenannten die Dauer der statischen Arbeitsleistung nicht objektiv durch ein Versagen des motorischen Mechanismus begrenzt, sondern durch sensible zum Ermüdungsschmerz führende Reizerscheinungen, also subjektiv.

Stimmt diese Auffassung, dann haben wir bei der statischen Arbeitsleistung die eingangs erörterte Möglichkeit realisiert, daß dasjenige Teilgeschehen, welches das Ermüdungsgefühl auslöst und dadurch subjektiv die Leistung begrenzt, nicht zugleich auch dasjenige ist, welches dies objektiv tut. Dann muß aber die Möglichkeit einer weitgehenden Trennung von subjektiver und objektiver Ermüdung bestehen. D. h. es muß praktisch die Möglichkeit vorhanden sein, durch Hintansetzung, Unterdrückung oder Ausschaltung der subjektiven Ermüdung die Dauer der Leistung objektiv wesentlich zu erhöhen. Dagegen dürfte dies nicht möglich sein, wenn die Behinderung des Blutstromes und die dadurch bedingte Anhäufung von Milchsäure der Grund für das frühe Abbrechenmüssen der statischen Leistung ist. In der Tat wird nun verschiedentlich angegeben, daß unter pathologischen Bedingungen, bei den verschiedensten Störungen der Sensibilität bzw. des Bewußtseins viel länger dauernde statische Arbeitsleistungen vollbracht werden können als normalerweise[5]. In derselben Richtung spricht der von ALTENBURGER[6] erhobene und von HAAS[7] bestätigte Befund, daß die ersten an der Veränderung der Form der Aktionsströme erkennbaren objektiven Ermüdungserscheinungen sehr viel später aufzutreten pflegen als das subjektive Ermüdungsgefühl, und zwar erst dann, wenn dieses schon sehr erheblich ist. Schließlich gelang es HAAS bei einer wohl als mittelschwer zu bezeichnenden, weil nur wenige Minuten aushaltbaren statischen Beanspruchung, nämlich bei der Aufgabe, den Arm möglichst lange seitwärts ausgestreckt zu halten, das subjektive Ermüdungsgefühl der untersuchten, sonst ganz gesunden Personen durch entsprechende Suggestionen so zu beeinflussen, daß ihnen dies doppelt bzw. nur halb so lange möglich war als ohne Suggestion. Dabei blieb aber die an der Veränderung der Aktionsströme feststellbare objektive Ermüdung dem zeitlichen Beginne ihres Eintretens und auch ihrer weiteren Entwicklung nach unverändert. Dieses Ergebnis zeigt zweierlei, nämlich erstens, daß in diesem Falle objektive und subjektive Ermüdung weitgehend voneinander trennbar sind und zweitens, daß hier die Dauer der Leistung nicht objektiv, sondern subjektiv durch den Ermüdungsschmerz bedingt wird.

Es fragt sich, wie weit dies verallgemeinert werden darf. Daß es nicht nur für den untersuchten speziellen Fall gilt, zeigt die gute Übereinstimmung mit zahlreichen praktischen Beobachtungen der Industrie, wo mehrfach angegeben wird, daß die gleiche objektive Arbeitsleistung unter verschiedenen Umständen von ganz verschieden starker subjektiver Ermüdung begleitet sein

[1] DUSSER DE BARENNE u. BURGER: Zitiert auf S. 599.
[2] ATZLER, HERBST, LEHMANN u. MÜLLER: Zitiert auf S. 598.
[3] HAAS, E.: Untersuchungen über objektive und subjektive Ermüdung. Pflügers Arch. **218**, 386 (1927).
[4] REID: The mechanism of voluntary muscular fatigue. Quart. J. exper. Physiol. **19**, 17 (1928).
[5] LEVINGER, E.: Zur Frage der Ermüdbarkeit bei statischen Leistungen. Mschr. Psychiatr. **60**, 223 (1926).
[6] ALTENBURGER, H.: Der Einfluß der Ermüdung auf die Aktionsströme menschlicher Muskeln. Pflügers Arch. **202**, 645 (1923).
[7] HAAS, E.: Pflügers Arch. **218**, 386 (1927).

kann. Andererseits muß man sich davor hüten, dies zuweit, etwa gar auf die Arbeitsleistung überhaupt zu verallgemeinern. Es dürfte nicht einmal für die statische Beanspruchung unter allen Umständen gelten, sondern wie die folgenden experimentellen Beobachtungen[1] zeigen, nur dann, wenn diese so schwer ist, daß sie nur einige, allerhöchstens 15—20 Minuten ausgehalten werden kann. Es zeigt sich nämlich, daß, wenn unter diesen Umständen die Fortsetzung der Arbeit als weiter unmöglich abgebrochen wird, das zunächst recht starke Ermüdungsgefühl auffallend rasch abklingt, und zwar um so schneller, je schwerer und entsprechend kürzer dauernd die Arbeitsleistung war. Nach wenigen Minuten pflegt die subjektive Ermüdung völlig verschwunden zu sein, und dann kann die Arbeitsleistung in gleicher Größe und Dauer wiederholt werden und dies mehrfach hintereinander. Ist die Belastung dagegen geringer, und die statische Beanspruchung dementsprechend länger, eine halbe bis eine Stunde oder gar noch länger aushaltbar, so ist das Bild ein ganz anderes, und dies ist um so ausgeprägter, je leichter die Arbeit und je länger dementsprechend die Möglichkeit des Aushaltens ist. Bei solch relativ leichter statischer Arbeit und langsamer Ermüdung ist das subjektive Gefühl kein genau lokalisierbarer intensiver Schmerz wie bei der schweren Beanspruchung, sondern ein mehr dumpfes, diffuses, schlecht auf bestimmte Muskeln lokalisierbares Gefühl, etwa wie ein starker Muskelkater, dem zugleich ein gewisses Gefühl der Erschöpfung beigemischt ist. Auch verliert sich dieses dumpfe Gefühl nach Beendigung der Arbeit nicht so rasch wieder wie der stechende Schmerz, sondern erst nach Stunden evtl. einem ganzen Tage; und erst dann kann auch eine gleich große Arbeitsleistung wiederholt werden.

Dazu sind die objektiven Ermüdungserscheinungen in beiden Fällen ganz andere. Bei schwerer Beanspruchung sieht man die Aktionsströme größer werden oder zumindest gleich groß bleiben. Bei leichter Beanspruchung dagegen sieht man sie allmählich schwächer und schwächer werden, bis sie schließlich kaum mehr registrierbar sind. Außerdem tritt zwar auch bei der leichten Beanspruchung das subjektive Ermüdungsgefühl vor der objektiven Veränderung auf; aber während bei schwerer Belastung der Ermüdungsschmerz schon sehr erheblich, oft kaum mehr ertragbar zu sein pflegt, wenn die ersten sicheren objektiven Veränderungen deutlich sind, ist bei leichter Belastung die Verkleinerung der Aktionsströme schon sehr ausgesprochen, wenn das Ermüdungsgefühl noch leicht und gut ertragbar ist. Das deutet alles darauf hin, daß bei leichter, lange Zeit aushaltbarer statischer Beanspruchung der Mechanismus der Ermüdung ein anderer ist als bei schwerer, nur wenige Minuten tragbarer[2]. Nur bei schwerer und mittelschwerer statischer Beanspruchung, die höchstens 15—20 Minuten ausgehalten werden kann, sind die durch die dauernde Spannungsentwicklung ausgelösten sensiblen Reizerscheinungen so stark, daß sie sich rasch zu einem starken Ermüdungsschmerz steigern, der dann die Aufgabe der Muskeltätigkeit erzwingt. Nur hier dient die subjektive Ermüdung als frühzeitig wirkendes Sicherheitsventil, das uns vor allzu langdauernder objektiv erschöpfender Beanspruchung schützt. Im übrigen fühlen wir uns dann ja auch subjektiv nicht erschöpft. Dagegen muß, je leichter, längere Zeit aushaltbar die statische Beanspruchung ist, offenbar ein anderes Teilgeschehen mehr und mehr in den Vordergrund treten, das zugleich eine objektive Ermüdung, ein Leistungsunfähigwerden auch des motorischen Apparates bedingt. Dadurch wird dann eine endgültige Grenze

[1] Haas, E.: Pflügers Arch. **218**, 386 (1927).

[2] Über Unterschiede in der Blutversorgung der Muskeln zwischen schwacher und starker statischer Anspannung siehe die auf S. 598, Fußnote 5 zitierte Arbeit von Dolgin u. Lehmann.

gesetzt. Auch stellt sich der ursprüngliche Zustand nicht so rasch wieder her, so daß die Arbeitsleistung erst nach längerer Zeit wiederholt werden kann.

Die unter diesen Umständen beobachtete allmähliche Verkleinerung der Aktionsströme weist darauf hin, welcherart das spezielle objektive Geschehen ist, welches dann die Dauer der Leistung endgültig begrenzt. Eine derartige Verkleinerung, die unter Umständen so weit ging, daß die Ableitung unmöglich wurde, beobachtete nämlich ANDRUS[1] an den Aktionsströmen des Herzens, wenn dieses dem Einflusse von Säuren ausgesetzt wurde. Dies legt die Folgerung nahe, daß es bei leichter statischer Arbeit auf die Dauer zu einer Ansammlung erheblicher Säuremengen (vermutlich von Milchsäure) im Muskel kommt und daß diese dann zugleich subjektiv und objektiv zu endgültiger, nicht mehr hinausschiebbarer Ermüdung führt. Dies wird natürlich auch bei schwerer statischer Arbeit der Fall sein, nur kommt es dort nicht so zur Auswirkung, da dann die sensiblen Reizerscheinungen überwiegen und einen Ermüdungsschmerz erzeugen, der die vorzeitige Aufgabe der Tätigkeit erzwingt.

Damit ist zugleich schon die spezielle Frage, unter welchen Umständen bei statischer Arbeit eine maximale Dauer erreicht werden kann, dahin beantwortet, daß dies bei möglichst geringer Belastung der Fall ist. Es fragt sich nun, welche maximale Zeit man auf diese Weise überhaupt erreichen kann, besonders ob es eine Belastung gibt, bei welcher man praktisch unbegrenzte Zeit aushalten kann und wie groß diese Belastung ist. Man könnte sich eine solche unbegrenzte Tätigkeit auf zweierlei Art und Weise möglich denken. Einmal wäre es denkbar, daß es eine Belastung gäbe, bei der die gewöhnliche, bisher stets betrachtete Art der Muskelkontraktion nur so schwach wäre, daß die Erholung der Ermüdung (die Fortschaffung der Bildung der Milchsäure) vollkommen Schritt halten könnte. Etwas Derartiges scheint bei gewissen, nicht willkürlichen Dauerkontraktionen der Skelettmuskulatur (Enthirnungsstarre, tonische Lagerreflexe von MAGNUS) verwirklicht zu sein.

Zweitens könnte man sich denken, daß es noch eine ganz andersartige, ohne Energie- bzw. Stoffwechselverbrauch und demgemäß ohne Ermüdung ablaufende Art der Muskelspannung gäbe. Ob unsere quergestreifte Skelettmuskulatur einer solchen gemeinhin als Tonus bezeichneten Art der Muskelspannung normalerweise fähig ist, muß freilich zum mindesten als stark umstritten bezeichnet werden[2]. Ob es aber etwas Derartiges gibt oder nicht, das interessiert vom Standpunkte der Arbeitsphysiologie aus natürlich nur dann, wenn zunächst einmal festgestellt worden ist, daß die Möglichkeit einer unermüdbaren statischen Arbeit praktisch überhaupt eine nennenswerte Rolle spielt. Was nun diese Vorfrage anbetrifft, so ist so viel sicher zu sagen, daß auch dann, wenn nur das Eigengewicht des Gliedes frei zu tragen ist, auf die Dauer eine so starke Ermüdung eintritt, daß wir gezwungen werden, die Haltung aufzugeben. Dies gilt selbst für so kleine Gliedabschnitte wie die Hand, geschweige denn für den ganzen Arm oder gar das Bein. Scheinbare Ausnahmen hiervon, etwa dann, wenn wir stundenlang ohne zu ermüden mit rechtwinklig gebeugtem Unterarm unseren Überzieher zu tragen vermögen, erklären sich zwanglos dadurch, daß unter diesen Umständen eine außerordentlich große Reibung vorhanden ist, so daß praktisch keine aktive Gliedhaltung vorliegt. Eine so gut wie unermüdende statische Arbeitsleistung, einerlei, ob sie sie als schwacher Tetanus oder als Tonus zustande kommt, ist demnach, wenn sie überhaupt existiert, dann jedenfalls so außerordentlich schwach, daß nicht einmal das Eigengewicht der Glieder, geschweige

[1] ANDRUS, zitiert nach FULTON: Muscular contraction. London 1926.

[2] WACHHOLDER, K.: Willkürliche Haltung und Bewegung. Erg. Physiol. **26**, 568, 619ff. (1928).

denn eine äußere Last durch sie getragen werden kann. Praktisch kommt das also für die Arbeitsphysiologie nicht in Betracht und damit auch nicht das ganze, soviel umstrittene Problem des Skelettmuskeltonus. Die praktische Bedeutungslosigkeit der Tonusfrage geht weiter noch aus folgendem hervor. LEHMANN[1] hat den Gesamtstoffwechsel untersucht, während ein Bein gegen verschieden starken Zug nach oben und nach unten horizontal ausgestreckt gehalten wurde. Er fand, daß, nachdem zunächst die Schwere des Gliedes durch einen Gegenzug von 5,35 kg kompensiert worden war, erst bei einem Zusatzzuge von 2,1 kg an eine Stoffwechselsteigerung auftrat. Daraus schließt er, daß geringe Zugkräfte durch eine tonische Sperrung kompensiert werden können. Wie die obigen Zahlen zeigen, macht diese jedoch maximal nur etwa 40% der Gliedschwere aus, und das dürfte noch zu hoch sein; denn gegen die angewandte Versuchsanordnung lassen sich verschiedene, den Prozentsatz wesentlich herabsetzende Einwendungen machen (WACHHOLDER[2]). Jedenfalls sieht man bei Hand und Arm schon deutlich Aktionsströme (die bei rein tonischer Kontraktion ebenfalls fehlen) auftreten, wenn die Belastung erst etwa 20% der Gliedschwere ausmacht. Mag es darum an und für sich eine tonische Sperrung der Skelettmuskeln geben, funktionell spielt sie jedenfalls in der Arbeitsphysiologie keine oder nur eine unbedeutende, zu vernachlässigende Rolle. Praktisch werden alle statischen (und auch dynamischen) Arbeitsleistungen durch eine mit Energie- und Stoffwechselverbrauch und mit Ermüdung einhergehende Muskelanspannung vollbracht.

5. Möglichst gleichmäßige Spannungsentwicklung.

Schließlich kann es bei statischer Arbeit noch auf die Forderung möglichst gleichmäßiger Spannungsentwicklung ankommen, sei es, daß eine möglichst gleichmäßige Druckentwicklung verlangt wird, sei es die möglichst ruhige Aufrechterhaltung einer bestimmten Gliedstellung. In beiden Fällen ist eine absolute Gleichmäßigkeit nicht zu erwarten, da dem rhythmischen Charakter der willkürlichen Innervation entsprechend die Spannungsentwicklung unserer Muskeln keine kontinuierliche, sondern eine stoßweise sein muß. In der Tat fand HILL[3], daß ein möglichst gleichmäßiger Faustschluß bei genügend empfindlicher Registrierung doch fortwährende Druckschwankungen erkennen läßt. Andererseits sieht man ja auch schon ohne Registrierung, daß wir unsere Glieder nicht vollkommen ruhig zu halten vermögen, sondern daß schon physiologischerweise stets ein mehr oder minder deutliches leichtes Zittern vorhanden ist. Bekanntlich gibt es in dieser Beziehung große individuelle Unterschiede. Bei dem einen ist dieses physiologische Zittern ganz feinschlägig, kaum bemerkbar und darum praktisch nicht störend; bei dem anderen kann es so grobschlägig sein, daß der Betreffende für feinere statische Arbeiten unbrauchbar ist. Durch willkürliche Beeinflussung können wir hier nur sehr wenig ändern. Wir können nur die Bedingungen zu vermeiden suchen, unter denen es regelmäßig zu stärkeren Innervationsstößen kommt. Das ist in erster Linie dann der Fall, wenn die statische Anstrengung bis an die Grenze der Leistungsfähigkeit geht, sei es bei möglichst starker Anspannung, sei es bei möglichst langdauernder, stark ermüdender Beanspruchung. Zudem ist ja bekannt, daß psychische Erregungen sowie auch Genußgifte (Alkohol, Nicotin) die Gleichmäßigkeit der Spannungsentwicklung sehr ungünstig beeinflussen.

[1] LEHMANN, G.: Zur Frage der Sperrung des Skelettmuskels. Pflügers Arch. **216**, 353 (1927).
[2] WACHHOLDER, K.: S. 627. Zitiert auf S. 601.
[3] HILL, A. V.: The tetanic nature of the voluntary contraction in man. J. of Physiol. **55**, XIV (1921).

Schließlich ist es unter sonst gleichen Bedingungen viel schwieriger, die distalen Gliedabschnitte völlig ruhig zu halten, als die proximalen. Abb. 231 und 232 zeigen dies für Zeigefinger und Handrücken derselben Person. In beiden Fällen war ein leichter Schreibhebel so befestigt, daß der Abstand der Spitze vom Gelenk 32 cm betrug. Man sieht die viel gröberen Schwankungen des Fingers. Die Erklärung ist wohl darin zu suchen, daß bei der viel kleineren Masse des Fingers der tetanisch intermittierende Charakter der Spannungsentwicklung die Ruhe der Haltung viel mehr stören muß als bei der großen zu bewegenden Masse der Hand. Praktisch nützt man das meist instinktiv so aus, daß man bei Feinarbeiten mit den Fingern diese durch entsprechende Muskelanspannung der Hand gegenüber leicht versteift, so daß die Masse der Hand, evtl. sogar die des Unterarmes mitbewegt werden muß. Das Geschick liegt darin, diese Versteifungsinnervation wohl anzuwenden, aber nicht so stark werden zu lassen, daß dadurch ihrerseits neue stärkere Innervationsstöße wieder hervorgerufen werden. (Man vergleiche den Abschnitt über gleichmäßig fließende Bewegungsausführung S. 640). Außerdem zeigen die Abbildungen noch, daß die Haltung am ruhigsten ist, wenn das Glied unbelastet ist. Beim Finger ruft in diesem Falle eine 6 cm vom Handgelenk angreifende Last von nur 50 g schon eine erhebliche Verstärkung der Schwankungen hervor. Bei der Hand dagegen ist diese, selbst wenn 2 kg im gleichen Abstande vom Handgelenk angreifen, viel geringer. Auch das wird man unter Umständen praktisch ausnützen können.

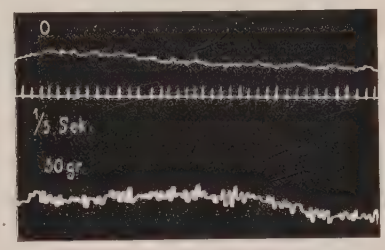


Abb. 231. Leichte Zitterbewegungen des Zeigefingers trotz möglichst ruhiger Haltung; unbelastet und mit 50 g Belastung 6 cm vom Gelenk. Abstand der Schreibspitze 32 cm von der Gelenkachse.

Abb. 232. Dasselbe wie in Abb. 231 für den Handrücken. Unbelastet und Belastung von 2 kg, trotzdem viel größere Ruhe.

II. Dynamische Arbeit.

A. Arbeitsmaximum.

1. Kurzdauernde Arbeitsleistung.

a) Ausführung einer einzelnen Bewegung.

Die Aufgabe, nur eine einzelne isolierte Beuge- oder Streckbewegung auszuführen, mag vielen als die einfachste dynamische Arbeitsanforderung erscheinen. Dies trifft jedoch infolge gewisser Eigentümlichkeiten unseres motorischen Apparates wenigstens für das Arbeitsoptimum nicht zu, wohl dagegen für das Arbeitsmaximum. Darum sei hier mit dieser Art der Bewegung begonnen.

Der Analyse der Arbeitsverhältnisse bei einer solchen einzelnen Beuge- oder Streckbewegung gilt eine große Anzahl von A. V. Hill[1] und seinen Schülern

[1] Hill, A. V.: The maximum work and mechanical efficiency of human muscles and their most economical speed. J. of Physiol. **56**, 19 (1922). — Lupton, H.: The relation between the external work produced and the time occupied in a single muscular contraction in man. Ebenda **57**, 68 (1922). — Hill, A. V.: The mechanism of muscular contraction. Physiologic. Rev. **2**, 310 (1922). — Lupton, H.: An analysis of the effects of speed on the

ausgeführter Arbeiten. HILL geht davon aus, daß die Grundfunktion unserer Muskeln nicht Verkürzung, sondern Spannungsentwicklung sei. Zunächst wird Spannung, d. h. potentielle Energie entwickelt und sekundär daraus Arbeit im physikalischen Sinne.

Die theoretisch erzielbare Maximalarbeit ist offenbar dann erreicht, wenn die ganze verfügbare potentielle Energie restlos in Arbeit übergeführt worden ist. Diese theoretische Maximalarbeit ist gegeben durch das sog. Längenspannungsdiagramm (s. dieses Handb. Bd. 8, 1, S. 146), d. h. durch das Integral der maximalen Spannungen, welche der Muskel in jeder während der Bewegung durchlaufenen Länge potentiell zu entwickeln vermag. Tatsächlich ist sie von HILL bei den folgenden Untersuchungen nicht so bestimmt worden, sondern immer aus dem Verlauf der gleich zu besprechenden Arbeitszeitkurven errechnet worden.

Von dieser theoretischen Maximalarbeit ist das praktisch realisierbare Arbeitsmaximum zu unterscheiden; denn von der gesamten potentiellen Energie kann praktisch immer nur ein, je nach den vorhandenen Bedingungen, mehr oder minder großer Teil in Arbeit umgewandelt werden, während der Rest als Wärme verlorengeht.

Für diesen Verlust sind verschiedene Gründe verantwortlich zu machen, u. a. zuerst ungünstige Art der Belastung. Einmal kann die Last zu groß sein. Das bedeutet, da die maximale, von einem Muskel entwickelbare Kraft mit seiner Verkürzung abnimmt, daß er sich nicht zu Ende verkürzen kann. Freilich wird, wie wir S. 596 gesehen haben, die mit der Verkürzung einhergehende Abnahme der Muskelkraft bei einer Reihe von Bewegungen, aber nicht bei allen, durch andere Faktoren, wie Zunahme des Abstandes des Angriffspunktes von der Drehachse u. dgl., kompensiert, so daß das Drehmoment über einen weiten Stellungsbereich ziemlich gleich bleiben kann. Andererseits kann die Last zu klein sein; dann kann der Muskel nicht seine volle Kraft entwickeln, da es schon vorher zur Bewegung kommt. Verluste dieser Art können nach HILL[1] völlig dadurch vermieden werden, daß man der contractilen Kraft des Muskels nicht eine Last entgegensetzt, sondern die Trägheitswirkung einer Masse; denn die Gegenwirkung einer trägen Masse paßt sich immer automatisch der auf sie ausgeübten Wirkung an. Die jeweilige potentielle Energie des Muskels kann so frei in die kinetische Energie der Masse übergeführt werden. HILL hat denn auch solche Trägheits-Arbeitsmesser sowohl für den isolierten Froschmuskel wie für die menschliche Arbeitsbewegung konstruiert und für die nachbesprochenen Untersuchungen benützt.

Ein zweiter Verlust entsteht dadurch, daß bei der Formveränderung, die der Muskel bei seiner Verkürzung bzw. Verlängerung erfährt, ein beträchtliches Quantum Energie unwiederbringlich in Form von Wärme verlorengeht (HARTREE und HILL[2]). Dieses Quantum ist um so größer, je schneller die Änderung der Länge vor sich geht. HARTREE und HILL deuten diese Erscheinung so, daß der Muskel kein rein elastisches, sondern ein viscös-elastisches System ist, das Formveränderungen einen proportional mit der Schnelligkeit wachsenden viscösen

mechanical efficiency of human muscular movement. J. of Physiol. **57**, 337 (1923). — HILL, A. V.: Croonian Lecture: The laws of muscular motion. Proc. roy. Soc. Lond. B **100**, 87 (1926) — Muscular activity. Baltimore 1926. — FURUSAWA, HILL u. PARKINSON: The "Dynamics" of sprint running. Proc. roy. Soc. Lond. **102**, 29 (1927). — HILL, A. V.: Muscular movement in man: The factors governing speed and recovery from fatigue. New York u. London 1927.

[1] HILL, A. V.: J. of Physiol. **56**, 19 (1922) — Physiologic. Rev. **2**, 310 (1922).

[2] HARTREE u. HILL: The thermoelastic properties of muscle. Phil. Trans. roy. Soc. Lond. B **210**, 153 (1920).

Widerstand entgegensetzt. Diese Hypothese von den viscös elastischen Eigenschaften der Muskeln ist dann später noch durch GASSER und HILL[1], sowie durch LEVIN und WYMAN[2] weiter gestützt und ausgebaut worden.

Dieser Vorstellung nach kann also, wenn ein Muskel willkürlich oder künstlich erregt wird, von der durch die gesamte entwickelte potentielle Energie gegebenen theoretischen Maximalarbeit A_0[3] nur ein Teil A verwendet werden, um äußere Arbeit zu leisten, während der Rest $(A_0 - A)$ dazu gebraucht wird, um den viscösen Widerstand zu überwinden, den der Muskel der Veränderung seiner Form entgegensetzt. Dieser als Wärme verschwindende Teil $(A_0 - A)$ sollte proportional der Geschwindigkeit $\frac{1}{t}$, mit der die Formveränderung bzw. Bewegung vor sich geht, wachsen und ebenso proportional dem Viscositätskoeffizienten k.

Diese theoretische Vorstellung ist nun am HILLschen Trägheits-Arbeitsmesser von HILL[4] selbst, sowie von LUPTON[5] für eine bestimmte willkürliche Bewegung (einzelne Beugebewegung im Ellbogengelenk) auf die Weise geprüft worden, daß sie die Größe der zu bewegenden Massen geändert haben. Um vergleichbare Anstrengungen zu haben, mußten die Versuchspersonen während der ganzen Bewegung stets mit maximaler Kraft ziehen. Dann wurde natürlich die Bewegung um so langsamer ausgeführt, je größer die Masse war. Dabei ergab sich, daß, ganz den obigen theoretischen Vorstellungen entsprechend, die tatsächlich geleistete äußere Arbeit mit Vergrößerung der trägen Masse in asymptotischer Form erst schnell, dann immer langsamer zunahm (Abb. 233). In der ersten Publikation gibt HILL hierfür die Formel

$$A = A_0 - \frac{k}{t}$$

an; doch bevorzugten sowohl er wie seine Schüler später die Formel

$$A = A_0\left(1 - \frac{k}{t}\right).$$

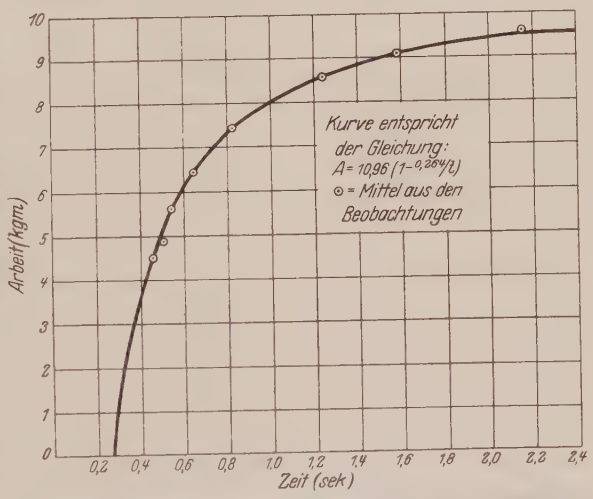


Abb. 233. Abhängigkeit der bei einer einzelnen willkürlichen Beugebewegung im Ellbogengelenk maximal geleisteten äußeren Arbeit von der Dauer der Bewegung (nach LUPTON).

Darin ist A die realisierte Arbeit, A_0 die theoretische Maximalarbeit, t die Dauer der Bewegung und k eine Konstante.

Aus der Formel geht hervor, daß bei $t = \infty$, also bei unendlich langsamer Muskelkontraktion bzw. -bewegung $A = A_0$ werden muß. Zur Beurteilung ist wichtig, daß die theoretische Maximalarbeit A_0 von HILL und seiner Schule

[1] GASSER u. HILL: The dynamics of muscular contraction. Proc. roy. Soc. Lond. B **96**, 398 (1924).

[2] LEVIN u. WYMAN: The viscous elastic properties of muscle. Proc. roy. Soc. Lond. B **101**, 218 (1927).

[3] Im folgenden ist im Text und auch auf den HILL entlehnten Abbildungen das englische W (work) immer durch das deutsche A (Arbeit) ersetzt.

[4] HILL, A. V.: J. of Physiol. **56**, 19 (1922).

[5] LUPTON: J. of Physiol. **57**, 68 (1922); **57**, 337 (1923).

stets auf diese Art, d. h. durch Extrapolation, berechnet und nicht durch das Längenspannungsdiagramm direkt bestimmt worden ist. Dazu wurde dann eine Konstante k errechnet und in der Tat eine Gleichung gefunden, mit deren Kurve die Mittel der Beobachtungen vorzüglich zusammenfielen (Abb. 233).

Aus der Gleichung folgt andererseits, daß, wenn $t = k$ ist, $A = 0$ wird, d. h. es würde sich aus der Gleichung für jede Muskelkontraktion bzw. menschliche Bewegung eine Ausführungszeit k ausfindig machen lassen, bei der keine äußere Arbeit mehr geleistet werden kann. LUPTON meint, daß dies bei der Beugebewegung des menschlichen Armes der Fall sein müsse, wenn sie in ungefähr 0,26 Sekunden ausgeführt wird. Auch dies ist, soweit ich sehe, niemals direkt gemessen, sondern stets nur durch Extrapolation errechnet worden. LUPTON gibt weiter für diese Bewegung an, daß bei einer Dauer von 1 Sekunde 26% von A_0 verlorengehen, bei einer Dauer von $^1/_2$ Sekunde 52%.

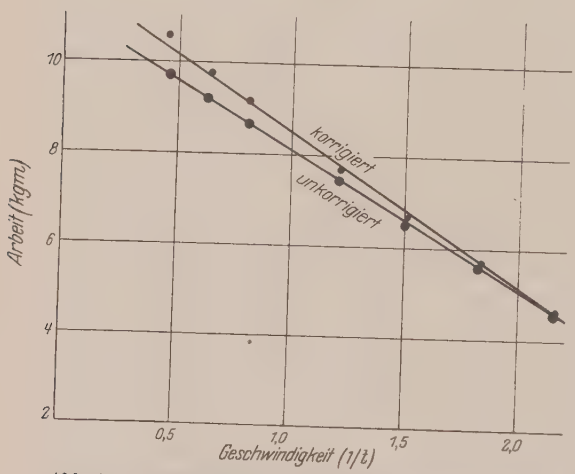


Abb. 234. Abhängigkeit der bei einer einzelnen Willkürbewegung maximal geleisteten äußeren Arbeit von der Geschwindigkeit der Bewegung. (Nach HILL, LONG, LUPTON).

Setzt man statt der Zeiten t und k deren reziproke Werte, also die Geschwindigkeiten der Bewegungsausführung ein, so nimmt die Gleichung die Formel

$$A = A_0\left(1 - \frac{v}{c}\right)$$

an. Hier bedeutet jetzt A die bei der Geschwindigkeit v wirklich geleistete äußere Arbeit. A_0 wird bezeichnet als die Arbeit, welche bei unendlich langsamer Verkürzung, also bei der Geschwindigkeit 0, d. h. ohne Verlust durch die Viscosität geleistet werden könnte, und c bezeichnet jetzt die größtmögliche Geschwindigkeit des unbelasteten, also keine äußere Arbeit leistenden Muskels.

Diese letzte Formulierung hat für die diagrammatische Darstellung große Vorteile. Wenn man nämlich nicht, wie in Abb. 233 geschehen, t also die Dauer der Kontraktion als Abszisse nimmt, sondern $\frac{1}{t}$, also die Geschwindigkeit, dann ergibt sich nach HILL die interessante Beziehung, daß die geleistete Arbeit linear mit der Geschwindigkeit abnimmt (Abb. 234).

Eine Abnahme der geleisteten äußeren Arbeit mit zunehmender Geschwindigkeit der Verkürzung läßt sich nun nicht nur für den menschlichen Muskel bei dessen willkürlicher Innervation feststellen, sondern auch beim isolierten künstlich gereizten Froschmuskel (GASSER und HILL[1], HARTREE und HILL). Daraus folgt nach HILL, daß diese Beziehung zwischen Arbeit und Geschwindigkeit nicht durch eine zentralnervöse Innervation bedingt sein kann, sondern auf irgendeiner, dem Muskel selbst innewohnenden Eigenschaft beruhen muß. Beachtenswerterweise fanden aber GASSER und HILL beim isolierten Muskel nur ausnahmsweise mit zunehmender Geschwindigkeit eine lineare Abnahme der Arbeit (Abb. 235, Kurve III). In den meisten Fällen erfolgte die Abnahme erst schnell, dann immer langsamer (Abb. 235, Kurve I und II).

[1] GASSER u. HILL: The dynamics of muscular contraction. Proc. roy. Soc. Lond. B **96**, 398 (1924).

Die obigen Anschauungen und vor allem die Gleichungen von HILL sind nicht unwidersprochen geblieben. HILL und LUPTON hatten, wie schon hervorgehoben, das theoretische Arbeitsmaximum A_0 nicht direkt bestimmt, sondern aus dem asymptotischen Anstieg von A rechnerisch erschlossen. HANSEN und LINDHARD[1] wiesen nun nach, daß man bei der direkten Bestimmung von A_0 durch das Längenspannungsdiagramm einen 10—20% höheren Wert bekommt, als den von HILL errechneten und in seine Gleichung eingesetzten. Mit diesem erhöhten Wert von A_0 gerechnet, erweist sich aber nach HANSEN und LINDHARD k nicht als konstant, sondern steigt bei großen bewegten Massen bzw. bei langer Dauer der Arbeitsleistung nicht unbeträchtlich an. Das heißt, die Kurve der Arbeitsleistung steigt, wenn man ganz große Massen bzw. lange Dauer der Verkürzung nimmt, nicht, wie HILL annahm, asymptotisch weiter an, sondern sie fällt wieder ab. Es muß demnach in diesem Falle noch ein anderer Faktor als die Viscosität mitspielen, und HANSEN und LINDHARD suchen diesen in der Ermüdung, die bei solchen maximalen willkürlichen Kontraktionen schon sehr bald einsetzen soll und sich natürlich mit zunehmender Dauer der Arbeitsleistung immer stärker bemerkbar machen muß. In einer daraufhin erfolgten Nachprüfung stellten HILL, LONG und LUPTON[2] fest, daß tatsächlich solche maximalen Kontraktionen relativ rasch zur Ermüdung führen, indem pro Sekunde vorangegangener maximler Kontraktion die Arbeit um ca. 6% abnimmt. Die Werte von A_0 und k müssen dementsprechend korrigiert werden, aber an dem ganzen Charakter der Beziehung soll sich nach HILL, LONG und LUPTON dadurch nichts ändern, wie die obere korrigierte Kurve der Abb. 234 zeigen soll. Nun sind die Verfasser aber auch hier in einem mittleren Arbeitsbereich verblieben, so daß der Einwand von HANSEN und LINDHARD, daß die HILLsche Gleichung für große Massen bzw. langdauernde Arbeitsleistung nicht mehr gilt, nicht widerlegt sein dürfte.

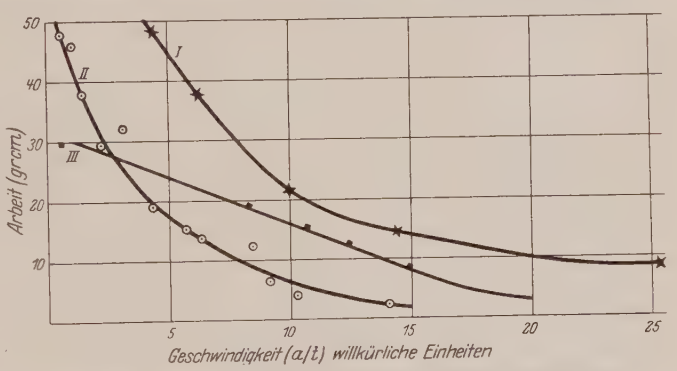


Abb. 235. Dasselbe wie in Abb. 234 beim isolierten Froschmuskel. (Nach GASSER und HILL).

In der Tat dürften sich, wie Abb. 234 zeigt, die Beobachtungspunkte nach Anbringung der obigen Korrektur lange nicht so eindeutig durch eine gerade Linie verbinden lassen wie vorher, sondern genau so gut durch eine schwach zur Abszisse gekrümmte Kurve, wie dies beim isolierten Muskel die Regel ist (Abb. 235). Wenn Letzteres der Fall ist, dann muß die von LUPTON aus der HILLschen Formel durch Extrapolation errechnete Zeit von 0,26 Sekunden, bei der bei maximaler Beugebewegung des menschlichen Armes keine äußere Arbeitsleistung mehr möglich sein soll, zu groß sein und es muß dies bei noch kürzeren Zeiten möglich sein. Das läßt sich aber experimentell prüfen, und in der Tat

[1] HANSEN u. LINDHARD: On the maximum work of human muscles especially the flexors of the elbow. J. of Physiol. **57**, 287 (1923) — The maximum realisable work of the flexors of the elbow. Ebenda **58**, 314 (1924).

[2] HILL, LONG u. LUPTON: The effect of fatigue on the relation between work and speed in the contraction of human arm muscles. J. of Physiol. **58**, 334 (1924).

war es mir in einigen noch unveröffentlichten Versuchen regelmäßig möglich, bei einer maximalen Beugung von nur 0,175 Sekunden Dauer noch 0,6 m/kg äußere Arbeit zu leisten. Die HILLsche Gleichung scheint demnach nur für einen mittleren Geschwindigkeitsbereich die tatsächlichen Verhältnisse getreu wiederzugeben, für ganz langsame Geschwindigkeiten bzw. lange Kontraktionsdauern jedoch einer Korrektur zu bedürfen (HANSEN und LINDHARD) und ebenso auch für große Geschwindigkeiten.

Letzteres dürfte auch schon darum erforderlich sein, weil hier eine der Voraussetzungen, welche HILL macht, sicherlich weitgehend nicht zutrifft. Um überhaupt die verschiedenen Arbeitsleistungen miteinander vergleichen zu können, nimmt er an, daß die Agonisten der betreffenden Bewegung während des ganzen Verlaufes derselben von Anfang bis zum Ende stets mit maximaler Kraft innerviert werden. Diese Annahme wird jedoch durch die Ergebnisse der Analyse der menschlichen Willkürbewegung mit Hilfe von Muskeldickenkurven[1] oder besser von Aktionsstromkurven[2] keineswegs gestützt. Hier zeigte sich im Gegenteil ausnahmslos, daß dies nur bei langsamen, etwa 1 Sekunde und länger dauernden Bewegungen der Fall ist. Bei kürzerer Dauer findet schon während der Bewegung eine beträchtliche Wiederabschwächung der Agonistentätigkeit statt, und dies tritt bei sehr schnellen, ruckartigen Bewegungen schon in der Mitte der Bewegung ein, unter Umständen sogar noch wesentlich früher. Gleichzeitig mit dieser Abschwächung der Agonistentätigkeit setzt eine heftige Tätigkeit im Antagonisten ein. Diese biologisch verständlicherweise sehr wichtige, weil die Gelenke vor Überdehnung schützende Tendenz zum Auftreten einer abbremsenden Antagonistentätigkeit unter gleichzeitiger reziproker Abschwächung der Agonistentätigkeit ist allen bisherigen Erfahrungen nach außerordentlich tief in der Eigenart unseres willkürlichen Innervationsmechanismus verankert. Bei allen plötzlichen, heftigen Innervationen, wie sie zur Ausführung schneller Bewegungen erforderlich sind, tritt sie stets auf das deutlichste hervor und kann hier, soweit die bisherigen Erfahrungen gehen, nicht völlig ausgeschaltet, nur gemildert werden[3].

Nun geben HARTREE und HILL[4] in einer jüngst erschienenen Arbeit eine Korrektur an, für den Fall, daß die Kontraktion den Reiz überdauert. Dann soll die Gleichung in

$$A = A_0\left(1 - \frac{k}{t + c}\right)$$

abgeändert werden müssen, worin c die Zeit angibt, um welche dies der Fall ist. Aber auch dies hilft uns nicht weiter; denn bei schnell ausgeführten willkürlichen Bewegungen handelt es sich nicht darum, daß die Kontraktion den Reiz bzw. Willkürimpuls, sondern darum, daß die Bewegung die Kontraktion überdauert. Wie sich das auswirkt, zumal wenn noch bremsende Kontraktionen der Antagonisten hinzutreten, und wie die HILLschen Gleichungen für diesen Geschwindigkeitsbereich modifiziert werden müssen bzw. ob sie hierfür überhaupt noch Gültigkeit beanspruchen dürfen, das kann wohl nur direkt experimentell entschieden werden. Die bisherigen Formeln reichen jedenfalls nicht aus, da der Arbeitsverlust durch den viscösen Widerstand, welchen sie allein berücksichtigen, wohl nur bei mittelschnellen willkürlichen Bewegungen der einzig maß-

[1] LEWY, F. H.: Die Lehre vom Tonus und der Bewegung. Berlin: Julius Springer 1923.

[2] WACHHOLDER u. ALTENBURGER: Beiträge zur Physiologie der willkürlichen Bewegung. X. Einzelbewegungen. Pflügers Arch. **214**, 642 (1926).

[3] WACHHOLDER, K.: Willkürliche Haltung und Bewegung. Erg. Physiol. **26**, 568 (1928), s. S. 740.

[4] HARTREE u. HILL: The factors determining the maximum work and the mechanical efficiency of muscle. Proc. roy. Soc. Lond. B **103**, 234 (1928).

gebende Faktor ist, sicher dagegen nicht bei sehr langsamen und ganz schnellen Bewegungen.

In einer während der Drucklegung erschienenen Arbeit (Arb. physiol. 2, 85, 1929) macht ABRAMSON den gleichen Einwand, daß die allein maßgebende Kontraktionszeit bei schnellen Bewegungen kürzer sei als die von HILL stets nur berücksichtigte Bewegungszeit. Er versucht auch, dies aus den Werten von HILL selbst rechnerisch zu belegen. Nach Anbringung einer rechnerischen Korrektur ergibt sich ihm, daß dann die von HILL vertretene lineare Beziehung zwischen Arbeit und Geschwindigkeit verloren geht und eine Kurve resultiert, die ebenso wie beim isolierten Froschmuskel (siehe Abb. S. 235) zur Abszisse schwach konvex gekrümmt ist. Wie S. 607 ausgeführt, wird die eindeutig lineare Beziehung schon dann sehr fraglich, wenn man die Kurve den Einwänden von HANSEN und LINDHARD gemäß modifiziert (Abb. 234). Man muß darum ABRAMSON Recht geben, wenn er sagt, daß sich aus der Form der Kurve kein Beweis mehr ableiten läßt für die HILLsche Vorstellung von der ausschlaggebenden Bedeutung der Viskosität des Muskels für seine Fähigkeit zur Arbeitsleistung.

ABRAMSON möchte diese Vorstellung aber ganz fallen lassen, da sie ihm nicht vereinbar erscheint mit älteren Beobachtungen von JOHANNSSON, nach welchen der Energieumsatz der Größe der Arbeit proportional ist, einerlei ob diese in kürzerer oder längerer Zeit ausgeführt wird. Die unbestrittene Tatsache, daß in kurzer Zeit nur eine geringe Menge an Arbeit ausgeführt werden kann, beruht seiner Ansicht nach vielmehr darauf, daß die zur Arbeitsleistung benötigte Energie nur mit einer begrenzten Geschwindigkeit freigemacht werden kann. Darum braucht man umso mehr Zeit, je größer die geforderte Arbeit und die dementsprechend freizumachende Energiemenge ist. Seine Auffassung von der Muskeltätigkeit illustriert er durch folgendes anschauliche Modell: „Einem Zylinder wird durch ein schmales Rohr Druckluft zugeführt. Der — nicht vollständig dichte — Zylinder ist mit einem Kolben versehen, wodurch äußere Arbeit ausgeführt werden kann. Bei statischer Arbeit steht der Kolben still, weil der äußere Druck der Spannung im Zylinder das Gleichgewicht hält. Infolge der Undichtigkeit wird Energie nicht nur dazu verbraucht, die Spannung hervorzurufen, sondern auch um sie aufrecht zu erhalten. Dieser Energieverbrauch ist proportional dem Produkt aus Spannung und Zeit. Bei Arbeit wird eine gewisse Energiemenge verbraucht, die der Größe der ausgeführten Arbeit proportional ist. Wird die Arbeit in kurzer Zeit ausgeführt, so sinkt die Spannung im Zylinder rasch, weil die Energiezufuhr durch das enge Rohr nicht rasch genug erfolgt. Wenn dagegen die Arbeit sehr langsam ausgeführt wird, so reicht die vor sich gehende Energiezufuhr aus, um die Spannung im Zylinder auf einem beträchtlich höheren Durchschnittsniveau zu halten, und die ausgeführte Arbeit wird also größer". Es bleibt abzuwarten, ob diese anschauliche Auffassung sich als Arbeitshypothese bewährt. Vor allem bedarf es noch eingehender Untersuchung, ob sie sich mit den zahlreichen thermischen und elastischen Beobachtungen in Einklang bringen läßt, auf welche HILL seine Anschauung von der Bedeutung der Viskosität für die Arbeitsleistung stützen kann.

b) Ausführung einer fortlaufenden, gebundenen Hin- und Herbewegung.

Wenn die Arbeitsleistung nicht als eine einzelne Beuge- oder Streckbewegung ausgeführt wird, sondern als fortlaufende Hin- und Herbewegung, wie etwa beim Drehen einer Kurbel u. dgl., so sollen, nach der HILLschen Schule, auch dann die Beziehungen zwischen Arbeit und Geschwindigkeit durch den inneren

Reibungswiderstand (Viscosität) der Muskeln geregelt werden. DICKINSON[1] hat dies am Fahrradergometer derart untersucht, daß beim Treten verschieden schwere Gewichte mitbewegt werden mußten. Ihre diagrammatische Aufzeichnung der Ergebnisse zeigt, daß die maximale Zahl der Pedalumdrehungen pro Sekunde also das geleistete Arbeitsmaximum linear mit der Last abnimmt. Daraus wird auch für diesen Typ von willkürlicher Bewegung die Gültigkeit der HILLschen Arbeitsgeschwindigkeitsformel abgeleitet. Da sich nach eigener Angabe der Verfasserin bei größeren und kleineren Geschwindigkeiten der Bewegungstypus änderte, ist auch hier wiederum nur ein relativ kleiner, mittlerer Geschwindigkeitsbereich experimentell untersucht worden, nämlich durchschnittlich zwischen 1 und 2, bei einer Person von $1-2^1/_2$ Umdrehungen pro Sekunde[2]. Daraus ist dann wieder durch Extrapolation nach beiden Seiten errechnet worden einerseits die maximale Kraft, welche ausgeübt werden könnte, wenn die Bewegung unendlich langsam ausgeführt würde, und andererseits die maximale Geschwindigkeit, welche ohne Last erreicht werden kann. DICKINSON kommt zu dem Ergebnisse, daß die maximale Kraft individuell außerordentlich verschieden ist, die maximale Geschwindigkeit bzw. Umdrehungszahl pro Sekunde dagegen bei allen Untersuchten gleich ist.

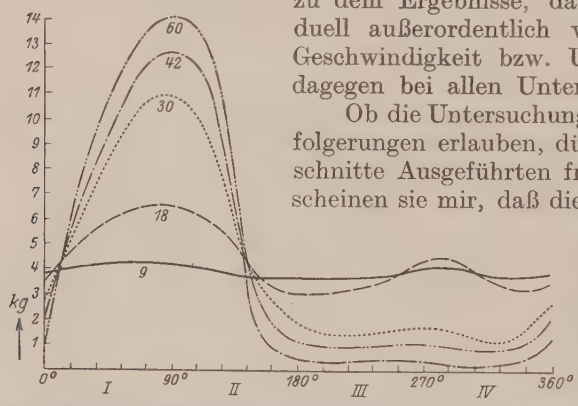


Abb. 236. Das Kräftediagramm bei der Kurbelarbeit von ganz langsamer bis zu mittelschneller Bewegungsausführung. (Nach ATZLER, HERBST, LEHMANN, MÜLLER.)

Ob die Untersuchungen derart weitgehende Schlußfolgerungen erlauben, dürfte nach dem im vorigen Abschnitte Ausgeführten fraglich sein. Sicher zu zeigen scheinen sie mir, daß die Beziehungen zwischen Arbeit und Geschwindigkeit bei dieser Art von Bewegung innerhalb eines relativ engen mittleren Geschwindigkeitsbereiches durch die HILLsche Formel darstellbar sind. Dagegen scheint es mir nicht erlaubt zu sein, dies ohne weiteres auch für ganz schnelle und ganz langsame Bewegungen anzunehmen. Im Gegenteil, wir wissen auf das sicherste, daß sich dann die ganze Betätigungsart der Muskeln tiefgreifend gegenüber der bei mittelschneller Bewegungsausführung ändert. Dies zeigt ja, wie DICKINSON selbst schreibt, schon die bloße Beobachtung. Im übrigen besitzen wir eine besondere experimentelle Untersuchung von ATZLER, HERBST, LEHMANN und MÜLLER[3] darüber, wie sich bei der Kurbelarbeit das Kräftediagramm von ganz langsamer bis zur mittelschnellen Bewegungsausführung ändert.

Die dieser Arbeit entnommene Abb. 236 zeigt, daß bei ganz langsamer Umdrehung (9 pro Min.) an allen Punkten der Kurbelperipherie ungefähr die gleiche Druckkraft ausgeübt wird. Mit der Erhöhung der Geschwindigkeit konzentriert sich der Druck mehr und mehr auf ein kurzes Maximum bei einer Kurbelstellung von 90°, d. h. auf die Mitte des Herunterdrückens. Der Anstieg und Abfall des Druckes wird dann bei 60 Umdrehungen pro Minute so steil, daß beim höchsten

---

[1] DICKINSON, S.: The dynamics of bicycle pedalling. Proc. roy. Soc. Lond. B **103**, 225 (1928).

[2] In der Abb. 1 der Verfasserin ist offenbar irrtümlich die jeweils doppelte Zahl als Abszisse genommen.

[3] ATZLER, HERBST, LEHMANN u. MÜLLER: Arbeitsphysiol. Studien. II. Pflügers Arch. **208**, 184 (1925).

Stand der Kurbel fast kein Druck ausgeübt wird, wenn 45° erreicht sind erst etwa $^2/_3$ des bei 90° erreichten Maximums, bei 135° wiederum nur noch $^2/_3$, und bei 180°, also beim tiefsten Stande der Kurbel, wiederum fast nichts mehr.

Daraus müssen wir schließen, daß, wenn die Kurbelbewegung einmal auf die verlangte Geschwindigkeit gebracht worden ist, dann bei langsamer Umdrehung gleichmäßig andauernd geradesoviel Kraft entwickelt wird, um die Bewegung gegen die Reibung in Gang zu halten. Nennenswerte Trägheitskräfte werden nicht entwickelt. Bei mittelschneller Umdrehung dagegen wird durch einen kurzen, kräftigen Stoß soviel Trägheitskraft entwickelt, daß sich dadurch die Kurbel während des größeren Restes der ganzen Umdrehung rein passiv in der gewünschten Geschwindigkeit weiterbewegt. Das Verhalten beim Übergange zum schnellen und schnellsten Kurbeldrehen ist leider nicht untersucht worden; eigenen Aktionsstrombeobachtungen nach setzt von einer gewissen Geschwindigkeit an in der entgegengesetzten Phase der Umdrehung ein aktiver Zug ein. D. h. wenn der eine Stoß trotz maximaler Kraft nicht mehr ausreicht, um die ja bei einer Erhöhung der Geschwindigkeit mit deren Quadrate wachsenden Trägheitskräfte zu liefern, dann wird durch einen Zug nachgeholfen und so die Umdrehungsgeschwindigkeit noch weiter erhöht.

Auch von einer anderen fortlaufend gebundenen Bewegung, nämlich der fließend ausgeführten Hin- und Herbewegung eines Hebels (Beugung und Streckung in einem Gelenke) wissen wir, daß bei langsamer und schneller Ausführung das ganze Spiel der aktiven und passiven Kräfte ein anderes ist als bei mittelschneller Ausführung[1].

Nach alledem können wir zwar mit Bestimmtheit sagen, daß ebenso wie bei einer isolierten Einzelbewegung so auch bei einer fortlaufenden Hin- und Herbewegung (Kurbeldrehen, fließendes Hin- und Herbewegen eines Hebels) die Fähigkeit, Arbeit zu leisten, mit der Geschwindigkeit der Bewegungsausführung abnimmt. Aber ebenso wie dort, wird dies auch hier keinesfalls allein durch die innere Reibung bedingt, sondern außerdem spielen sicher noch innervatorische und äußere mechanische Faktoren eine große Rolle. Dementsprechend dürften auch hier die Beziehungen nicht über den ganzen Geschwindigkeitsbereich durch die Hillsche Formel wiedergebbar sein, sondern allenfalls für einen engen mittleren Bezirk, in dem die anderen Faktoren sich nur wenig ändern.

2. Länger dauernde Arbeitsleistung.

Bei größeren Arbeitsleistungen, die in längerer Zeit unter vielfacher Wiederholung der Bewegung vollbracht werden müssen, spielt die Ermüdung und die Erholbarkeit eine entscheidende Rolle. Deren Schnelligkeit richtet sich einmal nach der Frequenz der Beanspruchung bzw. nach der Länge der zur Verfügung stehenden Erholungspausen, dann aber, bei gleicher Frequenz, auch nach der Größe der bei der einzelnen Bewegung geleisteten Arbeit. Hierdurch werden jedoch nun die Verhältnisse gegenüber der einzelnen Beanspruchung, bei der, wie im vorigen Abschnitte erörtert, ziemlich starke Belastung am günstigsten ist, sehr verschoben. Leider sind Untersuchungen am Hillschen Trägheitsergometer bei häufig wiederholter Beanspruchung bisher noch nicht ausgeführt worden, so daß ein direkter Vergleich mit dem in vorigem Abschnitte über die Einzelbeanspruchung Ausgeführten nicht möglich ist. Wir müssen darum hier auf die viel weniger übersichtlichen und zahlreichen Fehlerquellen und Deutungs-

[1] Wachholder u. Altenburger: Beiträge zur Physiologie der willkürlichen Bewegung. IX. Fortlaufende Hin- und Herbewegungen. Pflügers Arch. **214**, 625 (1926).

möglichkeiten[1] ausgesetzten Untersuchungen am Mossoschen Ergographen zurückgreifen. Hier haben schon die ersten, daran von MAGGIORA[2] sowie LOMBARD[3] ausgeführten Untersuchungen gezeigt, daß die bis zur völligen Ermüdung mögliche Gesamtarbeit bei gleicher Frequenz der einzelnen Beanspruchung bei Vergrößerung des zu hebenden Gewichtes stark abnimmt. Dieses Ergebnis wird durch spätere Untersuchungen von STUPIN[4] und PALMÉN[5] am JOHANNSSONschen Ergographen, bei dem durch Heranziehen beider Arme an den Körper ein Gewicht gehoben wird, vollkommen bestätigt. Diese letzteren Untersuchungen haben den Vorteil, daß eine viel größere Muskelmasse beansprucht wird als beim Finger-Ergographen, und daß es sich dementsprechend um Arbeitsleistungen handelt, die dem im täglichen Leben Geforderten viel besser entsprechen dürften. Zudem ist von PALMÉN der Übungsfaktor genau berücksichtigt worden, was bei den älteren Untersuchungen nicht immer genügend der Fall gewesen zu sein scheint. STUPIN hat die bei dem einzelnen Hube geleistete Arbeit konstant gehalten, indem er die größeren Gewichte entsprechend weniger hochheben ließ. PALMÉN ließ in allen Fällen die Hubhöhe gleich hoch, und insofern sind seine Ergebnisse am ehesten vergleichbar mit denen von HILL an verschieden schnellen gleich großen Einzelbewegungen. Ein Beispiel gibt folgende Versuchsreihe, in der 10—70 kg jede zweite Sekunde so oft gehoben wurden, bis die geforderte Höhe nicht mehr erreicht werden konnte. Wenn dies der Fall war, wurden 3 Min. Ruhe eingelegt und darauf die Arbeitsperiode wiederholt, und dies 20 mal nacheinander. Aus dem Ergebnisse zieht PALMÉN den Schluß, daß die Arbeitsmenge sowohl für 20 Perioden wie für 1 Stunde um so kleiner wird, je größer die Belastung ist. Dies ist jedoch nicht ganz zutreffend; denn wie man aus der PALMÉN entlehnten Tabelle 2 ersieht, ist das Arbeitsmaximum nicht bei der allerschwächsten Belastung (10 kg), sondern bei der zweitschwächsten (20 kg). Demnach wäre schwache Belastung doch nicht die günstigste, sondern es gäbe ein Optimum, bei einer mittleren Belastung. Dies tritt in den Versuchen von LOMBARD und STUPIN nicht hervor, dagegen auch in einer zweiten Versuchsreihe von PALMÉN, in der er ebenso wie STUPIN die Sekundenarbeit konstant gehalten hat. Auch MAGGIORA fand schon Ähnliches beim Finger-Ergographen.

Tabelle 2.

Belastung kg	Gesamtarbeit während 20 Perioden kgm	Stundenarbeit kgm
10	∞	7700
20	∞	14400
30	9000	6321
40	6225	5220
50	2848	2771
60	1409	1399
70	1305	1333

PALMÉN möchte die Wiederabnahme des Arbeitsmaximums bei sehr schwacher Belastung so erklären, daß hier die gesamte Kraft der arbeitenden Muskeln nicht voll zur Verwendung kommen kann. Wir haben auch einen Anhaltspunkt, inwiefern dies tatsächlich der Fall ist. Das einfache Befühlen der

[1] TREVES: Über den gegenwärtigen Stand unserer Kenntnis, die Ergographie betreffend. Pflügers Arch. **88**, 7 (1902). — DURIG, A.: Atzlers Handb. die Arbeitsphysiol., S. 221ff. Leipzig 1927.

[2] MAGGIORA, A.: Über die Gesetze der Ermüdung. Untersuchungen an Muskeln des Menschen. Arch. f. Physiol. **1890**, 191.

[3] LOMBARD, W. P.: Some of the influences which affect the power of voluntary muscular contraction. J. of Physiol. **13**, 1 (1892).

[4] STUPIN, S.: Beiträge zur Kenntnis der Ermüdung beim Menschen. Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.) **12**, 149 (1902).

[5] PALMÉN, E.: Über die Wirkung verschiedener Variabeln auf die Ermüdung. Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.) **24**, 197 (1910).

Muskeln (BEEVOR[1]), wie auch deren eingehende Aktionsstromuntersuchung (WACHHOLDER[2]), haben nämlich gezeigt, daß bei schwacher Belastung nicht sämtliche für die betreffende Bewegungsausführung in Frage kommenden Muskeln innerviert werden, sondern nur ein Teil von ihnen. Erst bei mittlerer Belastung beteiligen sich sämtliche Muskeln. Die das Maximum ergebende Belastung wäre danach vermutlich diejenige, bei der dies eben der Fall ist, was freilich noch experimentell zu prüfen wäre.

Eine andere Erklärungsmöglichkeit wäre folgende: ATZLER[3] fand beim freien Heben verschieden schwerer Gewichte auf die gleiche Höhe, daß der Energieverbrauch pro Meterkilogramm äußerer Arbeit bei mittleren Gewichten am kleinsten ist. Er erklärt dies so, daß einerseits bei kleiner Belastung der Energieverbrauch der Leerbewegung prozentual mehr ausmacht als bei schwerer Belastung, andererseits bei starker Belastung größere Teile des Körpers als Stativ versteift werden müssen, was den Energieverbrauch dann wieder in die Höhe treibt. Ob diese für das freie Heben von Gewichten wohl zutreffende Erklärung auf die Verhältnisse der Arbeitsleistung am Ergographen übertragen werden darf, erscheint jedoch fraglich. Einmal dürfte hier die Leerbewegung lange nicht so ins Gewicht fallen und zweitens scheint es sogar, als wenn hier die Abhängigkeit des Arbeitsmaximums von der Belastung überhaupt nicht auf Unterschieden im Energieverbrauch beruhte. Wenigstens fand JOHANNSSON[4] den Energieverbrauch pro Meterkilogramm bei 20 und 30 kg gleich; bei diesen beiden Belastungen zeigt das Arbeitsmaximum aber schon einen deutlichen Unterschied. Freilich ist der von JOHANNSSON untersuchte Belastungsbereich relativ gering und es bedarf einer erneuten Untersuchung mit größerer Variation der Belastung. Sicherlich wird man dann auch hier an eine Grenze der Belastung kommen, oberhalb deren der Energieverbrauch ansteigt, was dann im Sinne von ATZLER zu erklären sein wird (s. auch S. 592). Außerdem, und unterhalb dieser Grenze allein, spielen aber andere Faktoren mit, und dies vermutlich nicht nur bei der Ergographenarbeit.

Unterschiede im Energieverbrauch können auch schon aus anderen Gründen, zumindest nicht als alleinige Ursache der fraglichen Erscheinung, angesprochen werden; denn neuere muskelphysiologische Untersuchungen (HILL, FRANK, RIESSER) haben ergeben, daß der Energieverbrauch bei der Muskelkontraktion weitgehend durch die Längenänderungen des Muskels bestimmt wird. Diese sind aber um die Stundenleistung gleichzuhalten, gerade bei den kleinsten Belastungen am größten gewesen.

Eben dieses Auftreten der Erscheinungen bei gleichbleibender Sekunden- bzw. Stundenleistung zeigt, daß so hoch bedeutend die Sekundenleistung für das auf die Dauer lieferbare Arbeitsmaximum auch ist, in diesen Fällen noch etwas anderes wesentlich mitbestimmend sein muß. Dies kann nur die mit der Belastung steigende absolute Größe der Muskelspannung sein. Aus welchem Grunde Produktion stärkerer Spannung ungünstig ist, wurde schon bei der Leistung statischer Arbeit besprochen, nämlich dadurch, daß die bei schwacher und mittlerer Spannung abwechselnd tätigen Einzelfasern mit wachsender

---

[1] BEEVOR, C. E.: Über die Koordination und Repräsentation der Bewegungen im Zentralnervensystem. Erg. Physiol. **8**, 326 (1909).

[2] WACHHOLDER, K.: Untersuchungen über die Innervation und Koordination der Bewegungen mit Hilfe der Aktionsströme. II. Die Koordination der Agonisten und Antagonisten bei den menschlichen Bewegungen. Pflügers Arch. **199**, 625 (1923).

[3] ATZLER, HERBST, LEHMANN u. MÜLLER: Arbeitsphysiol. Studien. II. Pflügers Arch. **208**, 185 (1925).

[4] JOHANNSSON u. KORAEN: Untersuchungen über die CO_2-Abgabe bei statischer und negativer Muskelarbeit. Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.) **13**, 229 (1903).

Spannung mehr und mehr gleichzeitig und in andauernder Folge beansprucht werden. Damit wird die Erholung noch während der Arbeit mehr und mehr unmöglich gemacht, was das Arbeitsmaximum erheblich drücken muß. Die Aktionsstromuntersuchungen haben diesen Wandel der Innervation nicht nur für die statische, sondern auch für dynamische Arbeitsleistung (Heben verschieden schwerer Gewichte) erwiesen (Wachholder und Altenburger). Dies dürfte der Hauptgrund für das Absinken des Arbeitsmaximums mit der Belastung sein. Wie weit daneben noch andere Faktoren mitspielen, wird je nach der Art der Arbeit verschieden sein.

In noch größerem Maße als die Höhe der Belastung ist die Frequenz der Beanspruchung von Einfluß auf das Arbeitsmaximum. Variiert man diese allein und läßt die Belastung konstant, so sieht man bei großen Frequenzen eine sehr rasche Abnahme der Hubhöhen bis auf Null. Mit der Abnahme der Frequenz dauert dies immer länger, ja, man kommt bald zu einer Frequenz, bei der man, allerdings mit stark verkleinerten Hubhöhen, anscheinend unbegrenzt weiterarbeiten kann und schließlich zu einer Frequenz, bei der die Hubhöhen überhaupt nicht mehr abnehmen, eine Ermüdung also, wenigstens innerhalb einiger Stunden, gar nicht einzutreten scheint[1]. Das Gesamtarbeitsmaximum nimmt dementsprechend mit der Abnahme der Frequenz der Beanspruchung außerordentlich stark zu. So konnte Maggiora[2], wenn er 6 kg mit dem Mittelfinger jede Sekunde bis zur völligen Ermüdung hob, nur 0,912 mkg leisten; wenn alle 4 Sekunden 1,842 mkg, und wenn alle 10 Sekunden 34,560 mkg. Letzteres dazu, ohne ermüdet zu sein.

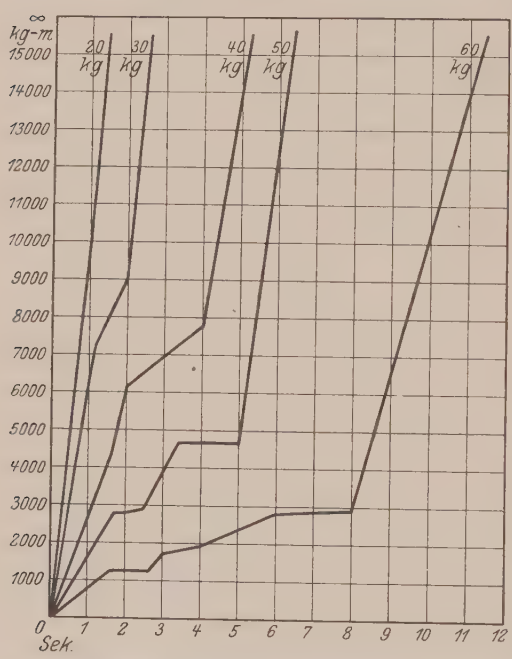


Abb. 237. Gesamtarbeitsleistungen am Johannssonschen Ergographen bei verschiedener Belastung und verschiedenem Takt. (Nach Palmén).

Demgegenüber wird von einigen Autoren angegeben, daß eine schnellere Beanspruchungsfolge für die Gesamtleistung günstiger sei als eine langsame (Oseretzkowsky und Kraepelin[3], Broca und Richet[4]). Bemerkenswerterweise handelt es sich aber hier um sehr schwache Belastungen; z. B. wurde von Broca und Richet pro Hub nur 0,01 mkg geleistet; für mittlere und schwere Belastungen, wie sie praktisch nur in Frage kommen, ist das jedoch sicherlich nicht der Fall, sondern das Gegenteil.

[1] Daß die Beanspruchung hierbei tatsächlich doch nicht ganz ohne ermüdende Wirkung bleibt, ergibt sich u. a. daraus, daß die schwächende Wirkung des Tabaks viel deutlicher hervortritt, wenn vorher eine Arbeit geleistet worden ist, und zwar auch wenn diese ohne äußerlich offenbare Ermüdung blieb [Palmén: Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.) **24**, 187 (1910)].

[2] Maggiora, A.: Über die Gesetze der Ermüdung. Arch. f. Physiol. **1890**, 191.

[3] Oseretzkowski u. Kraepelin: Kraepelins Psychol. Arb. **3**, 599 (1901).

[4] Broca u. Richet: Arch. de Physiol. **1898**, 232.

Die PALMÉN[1] entlehnte Abb. 237 zeigt auf das deutlichste, daß am JOHANNSSONschen Ergographen für Belastungen von 20—60 kg die Gesamtarbeitsleistung mit der Abnahme der Frequenz sehr stark zunimmt. Das gleiche gilt auch für die Arbeitsleistung in der Stunde. Zugleich zeigt die Abbildung, daß, um die gleiche Arbeitsmenge zu erzielen, die Frequenz der Beanspruchung um so kleiner sein muß, je größer die Belastung ist. Auch dies gilt nicht nur für die bei unbeschränkter Dauer mögliche Gesamtarbeit, sondern ebenso für die Stundenarbeit. Die folgende Tabelle PALMÉNS gibt ein Bild, wie stark die Frequenz geändert werden muß, um trotz einer verschiedenen Belastung zwischen 20 und 60 kg die gleiche stündliche Arbeitsleistung von 6000 bzw. 7000 mkg zu erzielen.

Tabelle 3.

Arbeitsmenge kgm	Belastung kg	Takt Sek.	Arbeitsmenge mkg	Belastung kg	Takt Sek.
6000	20	1,0	7000	20	1,1
	30	1,2		30	2,1
	40	4,2		40	4,4
	50	5,6		50	5,8
	60	11,0		60	11,8

Wie man sieht, muß zur Leistung gleicher stündlicher Arbeit die Frequenz der Beanspruchung in einer viel höheren Proportion verlangsamt werden, als die Belastung zunimmt.

Schließlich ergibt sich aus den Versuchen, daß auch die Frequenz, bei der man scheinbar ohne Ermüdung unbegrenzt weiterarbeiten kann, um so größer sein kann, je kleiner die Belastung ist (Abb. 237). So konnte PALMÉN 20 kg alle 2 Sekunden scheinbar ohne Ermüdung heben, 30 kg dagegen nur alle 3 Sekunden, 40 kg alle 5,33 Sekunden, 50 kg alle 6,67 Sekunden und 60 kg nur alle 12 Sekunden. Dabei wurde bei 20 und 30 kg eine Sekundenarbeit von 4 mkg geleistet, bei 40 und 50 kg von 3 mkg und bei 60 kg von 2 mkg. Bei kleiner Belastung wäre demnach die gesamte Arbeitsmenge die „unendlich lange" geleistet werden kann, entschieden größer als bei großer Belastung.

Letzteres Ergebnis wird allerdings durch eine Versuchsreihe von ZOTH[2] am Fingerergographen nicht bestätigt. Dieser findet zwar auch, daß die Frequenz, bei der die Hubhöhen eben nicht mehr abnehmen, um so kleiner sein muß, je größer das zu hebende Gewicht ist; aber sie ändert sich in seinen Versuchen weniger als das Gewicht. Infolgedessen sieht man hier das pro Sekunde bzw. Stunde scheinbar ohne Ermüdung leistbare maximale Arbeitsquantum mit der Belastung eher etwas ansteigen als abfallen. Wie es scheint, sind jedoch in diesen Versuchen Täuschungen durch fortschreitende Übung weniger berücksichtigt worden, als in jenen PALMÉNS. An Unterschieden der Beanspruchung, ob Arm oder Finger, kann es jedenfalls nicht liegen; denn MAGGIORA erhielt auch am Mossoschen Fingerergographen ein Resultat, das ganz dem PALMÉNS und nicht dem von ZOTH entspricht.

In einer anderen Beziehung sind die ZOTHschen Untersuchungen sehr lehrreich. Es ergibt sich daraus nämlich sehr schön der äußerst ungünstige Einfluß, den das Vorhandensein einer statischen Arbeitskomponente auf die Fähigkeit, äußere Arbeit zu leisten, ausübt. Wenn nämlich das Gewicht nicht gleich wieder fallen gelassen, sondern jedesmal eine Sekunde lang gehalten wurde, so sank die Stundenarbeitsleistung sehr stark, zum Teil auf fast die Hälfte.

Das Sinken des Arbeitsmaximums mit zunehmender Frequenz läßt sich weit besser verstehen, als das Sinken mit zunehmender Belastung; denn es ist

[1] PALMÉN: Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.) **24**, 197 (1910).

[2] ZOTH, O.: Ergographische Untersuchungen über die Erholung des Muskels. Pflügers Arch. **111**, 391 (1906).

ohne weiteres einleuchtend, daß bei niedriger Frequenz schon während der Arbeitsleistung eine Erholung eintreten kann, wodurch die endgültige Ermüdung verzögert wird, evtl. in dem sich am schnellsten erholenden Organ überhaupt nicht mehr eintritt. Letzteres ist in der Tat das Ergebnis neuerer Untersuchungen von REID[1]. Dieser fand, in Bestätigung älterer Untersuchungen von MOSSO, LOMBARD und anderen, daß, wenn die willkürliche Arbeit am Ergographen bis zur Unfähigkeit sie fortzusetzen, durchgeführt war, durch direkte künstliche Reizung des Muskels bzw. seines Nerven noch weitere Kontraktionen ausgelöst werden konnten. Aber während nach langsamer willkürlicher Beanspruchung (60 pro Minute) die periphere Arbeitsfähigkeit nicht litt, wurde sie durch hohe Frequenz (180) stark beeinträchtigt. Daraus ist mit REID zu folgern daß bei langsamem Tempo der willkürlichen Beanspruchung, die Ermüdung rein zentralnervös ist und daß nur bei rascherem Tempo auch eine Ermüdung des Muskels selbst mitspielt.

In den Kurven von PALMÉN (Abb. 237) sieht man, daß das Arbeitsmaximum, wenn man das Tempo der Beanspruchung verlangsamt, nicht gleichmäßig zunimmt, sondern erst wenig, dann mit einem plötzlichen Knick sehr stark. Man könnte sich vorstellen, daß von diesem Knicke an die Ermüdung des Muskels keine Rolle mehr spielte. Nun sieht man in der Abbildung, daß dieser Knick bei um so niedrigen Frequenzen liegt, je größer die Belastung ist. Das würde dann aber bedeuten, daß auch eine Ermüdung des Muskels selbst noch bei um so seltenerer Frequenz der willkürlichen Beanspruchung mitspielt, je stärker er belastet ist. Auch das ist, nach dem oben Ausgeführten, daß bei starker Belastung die einzelnen Muskelfasern andauernd und ohne Erholungsmöglichkeit tätig sind, leicht verständlich. Leider ist von REID die Stärke der Belastung nicht variiert worden, so daß noch nichts Entscheidendes in diesem Punkte gesagt werden kann.

Wie und in welchem Umfange während einer längeren Arbeitsperiode, etwa während eines Arbeitstages, längere oder kürzere Pausen eingestreut werden müssen, um ein Arbeitsmaximum zu erzielen, ist von amerikanischer und besonders von englischer Seite (Industrial Fatigue Research Board) eingehend untersucht worden[2].

Die Untersuchungen am Ergographen haben uns schließlich noch wertvolle Befunde dafür geliefert, wie außerordentlich die Leistung durch zielbewußtes Training gesteigert werden kann. PALMÉN[3] hob alle 2 Sekunden 30 kg möglichst hoch und setzte dies bis zur völligen Ermüdung fort. Nach 3 Minuten Ruhepause wurde eine solche Arbeitsperiode wiederholt und dies 20mal. Die tägliche Gesamtleistung fiel zunächst von 1596 auf 834 mkg und stieg dann dauernd an, um am Schlusse der Versuche nach $2^1/_2$ Monaten 9534 mkg zu erreichen. PEDER[4] arbeitete genau so, nur mit 25 kg und erreichte durch ein 52tägiges Training eine Steigerung von 4038 auf 27838 mkg, also um das Siebenfache. Diese Steigerung beruhte im wesentlichen darauf, daß in jeder Arbeitsperiode eine größere Zahl von Kontraktionen möglich war, daneben aber auch darauf, daß die Hubhöhen längere Zeit groß blieben. PEDER untersuchte auch die Festigkeit des Trainingsgewinnes und fand, daß, wenn er nur einmal wöchentlich weiterübte, 50% der Maximalleistung erhalten blieben. Als weiterhin nur jeden 14. Tag geübt wurde, blieben noch etwa $^1/_3$ erhalten, und selbst, als nur jeden Monat

[1] REID, CH.: The mechanism of voluntary muscular fatigue. Quart. J. exper. Physiol. **19**, 17 (1928).

[2] Vgl. dies. Bd. SIMONSON: Arbeitsphysiologie.

[3] PALMÉN: Über die Bedeutung der Übung für die Erhöhung der Leistungsfähigkeit der Muskeln. Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.) **24**, 168 (1910).

[4] PEDER, H.: Neue Versuche über die Bedeutung der Übung für die Leistungsfähigkeit der Muskeln. Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.) **27**, 315 (1912).

einmal geübt wurde, immer noch mehr als $^1/_4$ der Maximalleistung, d. h. es konnte noch etwa doppelt soviel geleistet werden, wie im untrainierten Zustande. Zu prinzipiell dem gleichen Ergebnis kommt in einer neueren Arbeit auch ABRAMSON[1]. Überdies findet er noch bemerkenswerterweise daß die Leistungssteigerung im Training beträchtlich größer wird, wenn man in der einzelnen Übungsperiode nicht bis zur völligen Ermüdung arbeiten läßt.

Untersuchungen von HEDVALL[2] am TIGERSTEDTschen Beinergographen haben in allen wesentlichen Punkten dasselbe ergeben.

Aus Verschiedenem schließen PEDER und HEDVALL, daß der Leistungsgewinn nicht so sehr durch die Stundenleistung während des Trainings beeinflußt wird, sondern durch die absolute Arbeitsmenge. Dies würde aber bedeuten, daß er nicht in erster Linie durch eine Zunahme der Muskelmasse bedingt ist; denn diese wird nach PETOW und SIEBERT nur durch die Leistung beeinflußt (s. S. 595). In der Tat ist die von PALMÉN, sowie PEDER und HEDVALL beobachtete Dickenzunahme der Muskeln auch nur gering, d. h. die außerordentliche Steigerung des maximalen dynamischen Arbeitsquantums ist nicht anatomisch, sondern physiologisch funktionell zu erklären. Eine derartig starke Steigerung der Leistungsfähigkeit ist sicherlich auf mehrere Faktoren zurückzuführen[3]. Einmal beruht sie darauf, daß man mit der Wiederholung lernt, die Innervationen auf das unbedingt nötige Maß einzuschränken, unnötige Nebenbewegungen und Spannungen zu vermeiden, sowie die äußeren Kräfte (Schwerkraft, elastische Kräfte) möglichst auszunützen. Dadurch wird der Energieverbrauch pro Meterkilogramm wesentlich herabgedrückt, bis er sich nach einer gewissen Zeit auf einen ziemlich gleichbleibenden Minimalwert (ATZLER[4]) hält. Diese Zeit ist um so länger, je komplizierter und ungewohnter die Arbeitsbewegung ist; sie kann mehrere Wochen und noch mehr dauern.

Von diesem Geschicklichkeitstraining (Übung ATZLER) ist das eigentliche Körpertraining zu unterscheiden. Dieses beruht, wenn es sich um erhebliche Leistungen handelt, sicherlich auf einer Umstimmung des ganzen Organismus, wobei das vegetative Nervensystem eine hervorragende Rolle spielt (HERXHEIMER[5]). Blutkreislauf und Atmung werden leistungsfähiger, die Pufferungsfähigkeit der Gewebsflüssigkeit und des Blutes den sauren Ermüdungsstoffen gegenüber wird größer usw. Das zu besprechen, geht jedoch über den Rahmen des vorliegenden Abschnittes hinaus. Es wird daher auf den Beitrag von HERXHEIMER in diesem Bande hingewiesen. Aber auch in den uns hier speziell interessierenden Muskeln lassen sich bei wiederholter Beanspruchung weitgehende, mit dem Training in Beziehung zu bringende, chemische Veränderungen nachweisen. EMBDEN und HABS[6] fanden im „trainierten" Muskel eine Steigerung des Glykogengehaltes bis auf das Dreifache des Vergleichsmuskels, also eine erhebliche Steigerung der energieliefernden Substanz. Auffallend war ferner die dunklere Färbung der „trainierten" Muskeln, was die Verfasser mit der bekannten Tat-

[1] ABRAMSON, E.: Über Muskelkraft und technische Fertigkeit während und nach einer Trainingsperiode. Arb. physiol. **2**, 148 (1929).

[2] HEDVALL: Zur Kenntnis der Ermüdung und der Bedeutung der Übung für die Leistungsfähigkeit der Muskeln. Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.) **32**, 115 (1915).

[3] DURIG, A.: Atzlers Handb. d. Arbeitsphysiol., S. 308ff.

[4] ATZLER, E.: Probleme und Aufgaben der Arbeitsphysiologie. Erg. Physiol. **27**, 709 (1928).

[5] HERXHEIMER: Beiträge zur Entstehung des Trainingszustandes. Z. klin. Med. **103**, 722 (1926).

[6] EMBDEN u. HABS: Über chemische und biologische Veränderungen der Muskulatur nach öfters wiederholter faradischer Reizung. 1. Mitt. Hoppe-Seylers Z. **171**, 16 (1927). siehe auch EMBDEN: Über Beziehungen zwischen Ermüdung und Sterben. Klin. Wschr. **8**, 913 (1929).

sache in Verbindung bringen, daß die dunklen (roten) Muskeln zu größeren Dauerleistungen befähigt sind als die hellen (weißen). In einer zweiten Mitteilung[1] wird in Bestätigung einer von EMBDEN und JOST[2] vertretenen Vorstellung, daß Ermüdung und Absterben nahe miteinander verwandte kolloidchemische Zustandsänderungen sind, festgestellt, daß geübte, d. h. besonders schwer ermüdbare Muskeln, langsamer absterben als in ungeübtem Zustand.

Der Brei aus trainierten Muskeln zeigt als Anzeichen einer größeren Lebenszähigkeit verspäteten Eintritt der Totenstarre, verlangsamte Abspaltung von organischer Phosphorsäure und Ammoniak, sowie weit später eintretenden Verlust der Synthesefähigkeit für Hexosephosphorsäure, also desjenigen Stoffes, mit dessen Zerlegung die Muskelkontraktion stets einherzugehen scheint. Diesen Forschungen verdanken wir demnach eine ganze Reihe von Befunden, die uns zeigen, daß das Training zu tiefgreifenden Veränderungen in der Kolloidstruktur der Muskeln führt, durch die er zu Dauerleistungen befähigter wird.

Um so schlechter sind wir unterrichtet über das nervöse Training[3]. Eigentlich wissen wir davon nur, daß es ein solches überhaupt geben muß; denn die Trainingsreihen von PALMÉN usw. sind bei solch langsamem Tempo der Beanspruchung durchgeführt worden, daß den Befunden von REID nach die Ermüdung in erster Linie eine zentralnervöse gewesen sein muß. Die Möglichkeit, seinen Willen und seine Aufmerksamkeit zu üben, weist auf dasselbe hin. Von diesen beiden hängt aber die Fähigkeit, Maximalleistungen zu vollbringen, bekanntlich ganz außerordentlich ab. Dazu noch von der Gewöhnung an das Ermüdungsgefühl, oder vielleicht besser gesagt von der Übung, dieses Gefühl lange Zeit nicht ins Bewußtsein treten zu lassen.

Ein Training der Leitung der Erregung in den peripheren Nerven kommt dagegen nach allem, was wir von deren Funktion wissen, sicher nicht in Frage.

Was schließlich die Grenzen der Leistungsfähigkeit anbetrifft, so wissen wir, daß diese, außer wenn es sich um lokale Beanspruchung beschränkter Teile unseres Körpers handelt, nicht durch die Leistungsfähigkeit der Muskeln und des Zentralnervensystems gegeben sind, sondern durch die Leistungsfähigkeit der Atmung und des Kreislaufapparates. Speziell die Notwendigkeit, den Sauerstoff in der erforderlichen Menge herbeizuschaffen, spielt hier die entscheidende Rolle (HILL[4]). Maßgebend ist dabei, daß unsere Muskeln den Sauerstoff nicht zur eigentlichen Arbeitsleistung, sondern nur zur Wiedererholung brauchen, und daß wir infolgedessen momentan mehr Arbeit zu leisten vermögen, als dem dadurch entstehenden Sauerstoffbedarf entspricht. Wir können eine Sauerstoffschuld eingehen, die nach HILL maximal 15—16 Liter betragen kann. Je länger die Arbeit nun dauert, auf einen um so größeren Zeitraum müssen wir diese Schuld verteilen, desto kleiner kann darum die maximale Arbeitsleistung pro Sekunde sein. HILL[5] ist, unter Berücksichtigung dieses Umstandes, in der Lage gewesen, die Rekorde zu berechnen, die für sportliche Leistungen von verschiedener Dauer möglich sind. Es ergibt sich eine Kurve, welche mit der Kurve der bisher tatsächlich erreichten Rekorde weitgehende Ähnlichkeit zeigt (Näheres s. Beitrag SIMONSON, Energieumsatz bei körperlicher Arbeit).

Auch bei allen sonstigen Arbeitsleistungen hat sich stets als allgemeines Resultat ergeben, daß die maximale Sekundenleistung um so kleiner ist, je kürzer die Gesamtarbeit dauert.

Die folgende Zusammenstellung, die zum Teil einer Arbeit von BLIX[6] entnommen ist, illustriert dies sehr deutlich:

[1] HABS: Hoppe-Seylers Z. **171**, 40 (1927).

[2] EMBDEN u. JOST: Über chemische und kolloidchemische Veränderungen bei der Muskelermüdung und ihren biologischen Zusammenhang. Hoppe-Seylers Z. **165**, 224 (1927).

[3] DURIG, A.: Atzlers Handb. d. Arbeitsphysiol., S. 310.

[4] HILL, A. V.: Muscular movement in man: the factors governing speed and recovery from fatigue. New York, London 1927.

[5] HILL, A. V.: The physiological basis of athletic records. Lancet **1925** II, 481.

[6] BLIX, M.: Zur Frage über die menschliche Arbeitskraft. Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.) **15**, 122 (1904).

Tabelle 4.

Arbeitsform	Arbeitsdauer	Höchstleistung in mkg sec^{-1}	P. S.	Beobachter
Bergsteigen	8 Stundentag	10,5	0,14	WEISBACH[1]
„ als Träger . .	„	11	0,14	GERSTNER[1]
Holzhauer	„	9,72	0,13	BECKER u. HÄMÄLÄINE[2]
„	„	8	0,11	BECKER u. HÄMÄLÄINE[3]
„	„	7,4	0,1	RUBNER[3]
Treppensteigen	9 Min.	30,7	0,41	nach HILL berechnet
„	14,2 Sek.	67,16	0,9	BLIX (Vp. 5)
„ ohne Last	3,8 Sek.	101,2	1,35	BLIX
„ mit Last von 30,9 kg	4,4 Sek.	95,44	1,27	
Tretergometer	30 Sek.	60	0,80	BLIX
Rudern	22 Min.	33,75	0,45	HUNDERSON u. HAGGARD[4]
„	6 Min.	42,75	0,57	
Mit den Armen allein:				
Am JOHANNSSONschen Armergographen	103,7 Min.	4,46	0,06	PEDER
Feuerspritze	2 Min.	30,0	0,401	HARTIG[1]
Handkurbel	$1^1/_2$ Std.	12,5	0,166	SJÖSTRÖM[1]
	41 Min.	13,5	0,18	„
	5 Min.	19,5	0,26	„
	$1^1/_2$ Min.	27,7	0,37	„
	?	30,7	0,41	„

B. Arbeitsoptimum.

1. Kurzdauernde, nicht zu völliger Ermüdung führende, einmalige Beanspruchung.

Handelt es sich um eine einmalige, relativ kurzdauernde Arbeitsleistung von der Art, daß Ermüdung, Erholung und Abnützung vernachlässigt werden können, so kommt für die Beurteilung des Arbeitsoptimums lediglich die Höhe des Energieverbrauches in Frage. Das Optimum ist unter diesen Umständen dann vorhanden, wenn der Energieverbrauch pro Arbeitseinheit am kleinsten bzw. der Wirkungsgrad am größten ist[5].

a) Optimales Tempo der Bewegung.

Von den vielen Faktoren, welche das Optimum des Wirkungsgrades bestimmen, ist mit in erster Linie das Tempo der Bewegung zu nennen. Hier liegen eine ganze Reihe von Stoffwechseluntersuchungen vor, die die Existenz eines optimalen mittleren Bewegungstempos beweisen. Unabhängig davon ist HILL[6] auf Grund myothermischer Messungen und daran angeknüpfter theoretischer

[1] Nach BLIX.

[2] Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.) **31**, 198 (1914). Aus den Arbeitscalorien berechnet unter Annahme eines 20proz. Wirkungsgrades.

[3] Sitzgsber. preuß. Akad. Wiss. **1926**, 384. Aus den Arbeitscalorien berechnet unter Annahme eines 16proz. Wirkungsgrades.

[4] Amer. J. Physiol. **72**, 220 (1925).

[5] Zu beachten ist, daß der der Technik entlehnte Begriff des Wirkungsgrades von den Physiologen verschieden angewandt worden ist, was HANSEN in einer sehr dankenswerten kritischen Studie auseinandergesetzt hat [E. HANSEN: Untersuchungen über den mechanischen Wirkungsgrad der Muskelarbeit. Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.) **51**, 1 (1927)]. Über den Begriff „Wirkungsgrad" vgl. auch den Beitrag von SIMONSON in diesem Bande.

[6] HILL, A. V.: The maximum work and mechanical efficiency of human muscles and their most economical speed. J. of Physiol. **56**, 19 (1922) — Physiologic. Rev. **2**, 310 (1922).

Überlegungen, sowie WACHHOLDER[1] auf Grund einer Analyse der Eigentümlichkeiten unserer willkürlichen Bewegungen, zu dem gleichen Schlusse gekommen (vgl. auch SIMONSON, Beitrag: Energieumsatz bei körperlicher Arbeit).

Um genügend sichere Stoffwechsel- bzw. Energiewechselbestimmungen ausführen zu können, muß man die zu untersuchende Bewegung öfter wiederholen lassen. Es ergibt sich dann, daß eine in bezug auf den Energieverbrauch optimale mittlere Frequenz der Bewegung existiert. Tab. 5 bringt eine Zusammenstellung solcher Stoffwechselbefunde.

Tabelle 5.

Arbeit	Optimale Bewegungsfrequenz in der Minute	Autor
Gehen	90	MAGNE
„	100	CATHCART, RICHARDSON u. CAMPBELL
„	87,5	ATZLER
„	66—107	STUDER
Radfahren	55	HANSEN
„	33	DICKINSON
Treppensteigen	47	LUPTON
Feilen	70	AMAR
Hin- und Herbewegungen eines senkrechten Hebels	80	CATHCART, RICHARDSON u. CAMPBELL
Hebelanziehen gegen Feder	100	FURUSAWA
Kurbeldrehen	30—35	ATZLER, JASCHWILI
Hacken	25—30	STEFFENSON u. BROWN
Schaufeln	17—19	STEFFENSON u. BROWN

Wie man sieht, werden von den verschiedenen Autoren für dieselbe Bewegung zum Teil recht gut übereinstimmende, zum Teil aber nicht unbeträchtlich abweichende Werte als optimal angegeben. Letzteres kann verschiedene Gründe haben. In erster Linie rührt es wohl daher, daß es sich keinesfalls um ein ganz scharfes, engbegrenztes Optimum handelt, sondern stets um eine mehr oder minder breite Zone annähernd konstanten optimalen Wirkungsgrades. Übereinstimmung herrscht dabei darüber, daß bei Verlangsamung des Tempos der Abfall des Nutzeffektes sehr viel langsamer ist als bei dessen Beschleunigung. Ein Beispiel bringt eine Abbildung von LUPTON über die Schwankungen des Nutzeffektes beim Ersteigen einer Treppe in verschiedenen Zeiten (Abb. 238).

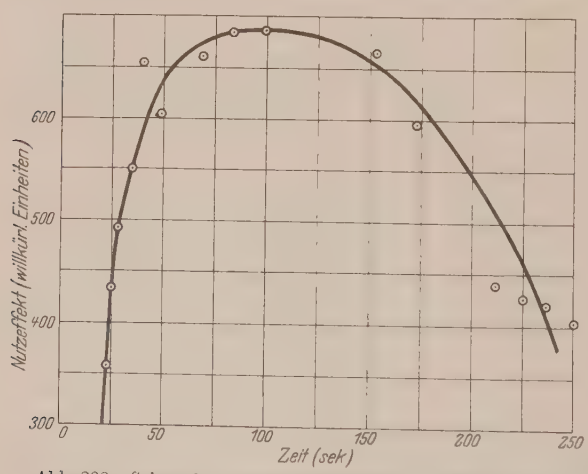


Abb. 238. Schwankung des Nutzeffektes beim Ersteigen einer Treppe in verschieden langer Zeit. (Nach LUPTON).

Weiter muß man noch berücksichtigen, daß es sich um Untersuchungen an Menschen mit zum Teil ganz verschiedenen anthropometrischen Maassen, handelt; doch spielt das für einzelne Bewegungen, z. B. für das Kurbeldrehen, nach ATZLER keine große Rolle[2]. Schließlich muß man an Unterschiede der Belastung denken. Auch dies spielt freilich für einzelne Bewegungen,

[1] WACHHOLDER, K.: Willkürliche Haltung und Bewegung. Erg. Physiol. **26**, 568 (1928).
[2] ATZLER, E.: Probleme und Aufgaben der Arbeitsphysiologie. Erg. Physiol. **27**, 709 (1928).

z. B. Kurbeldrehen (JASCHWILI[1]) keine Rolle, für andere, wie z. B. für das Gehen (ATZLER[2]) und das Radfahren (HANSEN[3]) steht dagegen sicher fest, daß sich das Optimum mit zunehmender Belastung nach den niedrigeren Frequenzen zu verschiebt. Im gleichen Sinne spricht, daß sich die Optimalfrequenz ganz augenscheinlich nach der Größe der bewegten Körpermasse richtet und am größten ist, wenn diese am kleinsten ist und umgekehrt. Um das zu zeigen, sind die Werte der Tabelle umgerechnet worden, so daß die Frequenzen, in denen die einzelnen Muskeln bzw. Muskelgruppen sich bei den verschiedenen Bewegungen kontrahieren, ersichtlich werden. Außerdem sind die Werte noch danach gegliedert worden, welche Körperteile (Arme, Beine, Rumpf) bei der betreffenden Bewegung vorzüglich betätigt werden. Tab. 6 zeigt das Ergebnis.

Tabelle 6.

Arbeit	Optimale Frequenz reduziert auf (voraussichtliche) Frequenz der Kontraktionen jedes Muskels pro Minute
A. Armbewegungen.	
Feilen	70
Hin- und Herbewegen eines senkrechten Hebels	80
Hebelanziehen gegen Feder	100
B. Beinbewegungen.	
Gehen	45
„	50
„	44
„	33—53
Radfahren	55
„	33
Treppensteigen	24
C. Bewegungen unter Mitbeteiligung des Rumpfes.	
Kurbeldrehen	30—35
Hacken	25—30
Schaufeln	34—38 (?)

Man sieht jetzt auf den ersten Blick auffällige Beziehungen und Übereinstimmungen. Die Werte für die Armbewegungen sind entsprechend der geringsten zu bewegenden Körpermasse mit 70—100 pro Minute weitaus am höchsten. Dann folgt die Gruppe der Beinbewegungen mit durchschnittlich 45 pro Minute, und schließlich die der Bewegungen des ganzen Rumpfes mit etwa 30 pro Minute.

Viel weniger als über die Existenz eines mittleren optimalen Bewegungstempos ist man sich darüber einig, wodurch dieses physiologisch bedingt ist. Diskutiert wird hier, ob eine bestimmte Dauer der Muskelkontraktion das Optimum bestimmt oder das Vorhandensein einer optimalen Pause.

A. V. HILL[4] vertritt die Ansicht, daß das erstere, also die Dauer der Muskelkontraktion maßgebend sei. Er argumentiert folgendermaßen: Einerseits nimmt der realisierbare Arbeitsanteil mit der Geschwindigkeit der Kontraktion ab, andererseits wird aber Energie nicht nur für die Entwicklung der contractilen Energie verbraucht, sondern auch für deren Aufrechterhaltung, d. h. es geht

[1] JASCHWILI, D.: Über den Einfluß der Trägheit der bewegten Massen auf die Ökonomie der Kurbelarbeit. Arb.physiol. **1**, 198 (1928).

[2] ATZLER, E.: Ebenda S. 730.

[3] HANSEN, E.: Untersuchungen über den mechanischen Wirkungsgrad der Muskelarbeit. Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.) **51**, 1 (1927).

[4] HILL, A. V.: Zitiert auf S. 619.

um so mehr Energie durch Haltearbeit verloren, je langsamer die Kontraktion ist. Da der erste Faktor sich mit zunehmender Geschwindigkeit erst langsam, dann immer schneller ändert, der zweite dagegen gleichmäßig, muß der Nutzeffekt bei einer gewissen mittleren Kontraktionsdauer ein Optimum zeigen. In die Formel des Nutzeffektes $N = \frac{A\,(\text{realisierte Arbeit})}{E\,(\text{totaler Energieverbrauch})}$ kann, wie S. 605 ausgeführt, eingesetzt werden $A = A_0\left(1 - \frac{k}{t}\right)$. Andererseits ist nach HILL $E = A_0\, a\,(1 + bt)$, worin a die Energie darstellt, die unter den günstigsten Bedingungen erforderlich ist, um diejenige Kontraktion zu bewirken, die eine Arbeitseinheit liefert und ab die Energie bedeutet, welche pro Sekunde Reizdauer bzw. Innervationsdauer erforderlich ist, um diese Kontraktion aufrechtzuerhalten. Dann ist

$$N = \frac{1 - \frac{k}{t}}{a\,(1 + bt)},$$

N erreicht dann ein Maximum bei $t = k\left(1 + \sqrt{1 + \frac{1}{bk}}\right)$. Überdauert die Kontraktion den Reiz bzw. die Innervation um die Zeit c, dann nimmt, nach einer neueren Darstellung von HARTREE und HILL[1], die Gleichung die Formel an:

$$N = \frac{1 - \frac{k}{t + c}}{a\,(1 + bt)}.$$

HILL ist nun der Meinung, daß der Nutzeffekt unserer menschlichen Muskeln bei einer Kontraktionsdauer von etwa 1 Sekunde ein ziemlich breites Maximum besitzt, das bei kürzeren Zeiten sehr steil, bei längeren Zeiten flach abnimmt. In tatsächlicher Bestätigung dessen findet er selbst[2] bei einzelnen Beugebewegungen im Ellbogengelenk ein Maximum des Nutzeffektes bei etwas über 1 Sekunde Kontraktionsdauer, und sein Schüler LUPTON[3] denselben Wert (genauer 1,3 Sekunden) beim Treppensteigen. Ursprünglich nahm HILL an, daß bei submaximaler Anstrengung der höchste Nutzeffekt bei langsameren Kontraktionen erreicht wird als bei maximaler Anstrengung, doch später hat er dies fallen lassen.

Damit sind von den Einwänden, welche gegen die HILLsche Anschauung gemacht worden sind, diejenigen von HANSEN[4], soweit sie sich auf untermaximale Kontraktionen beziehen, hinfällig geworden. Anders ist es dagegen mit dem Einwande, daß bei anderen Bewegungen, als bei den beiden ebengenannten, die Kontraktionsdauern der Muskeln bei der optimalen Geschwindigkeit zum Teil außerordentlich stark von dem HILLschen Werte von etwa 1 Sekunde abweichen. Für die Arbeit des Kurbeldrehens sind die Kontraktionsdauern von ATZLER[5] exakt gemessen und hier die optimale Frequenz zu 0,7 Sekunden bestimmt worden. Etwa den gleichen Wert erhält man nach WACHHOLDER[6] bei der optimalen Frequenz des Gehens für die Kontraktionsdauer des Tibialis anticus und des Gastrocnemius. Auch für die Arbeit am Fahrradergometer dürfte etwa dieselbe Zeit anzunehmen sein, wenn die optimale Frequenz nach DICKINSON[7]

[1] HARTREE u. HILL: The factors determining the maximum work and the mechanical efficiency of muscle. Proc. roy. Soc. Lond. B **103**, 234 (1928).
[2] HILL, A. V.: J. of Physiol. **56**, 19 (1922).
[3] LUPTON: J. of Physiol. **57**, 337 (1923).
[4] HANSEN: Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.) **51**, 1 (1927).
[5] ATZLER, HERBST, LEHMANN u. MÜLLER: Pflügers Arch. **208**, 184 (1925).
[6] WACHHOLDER, K.: Erg. Physiol. **26** (1928).
[7] DICKINSON, S.: The efficiency of bicycle pedalling as affected by speed and load. J. of Physiol. **67**, 242 (1929).

hier 33 Umdrehungen pro Sekunde ist[1,2]. Soweit sind die Abweichungen nicht groß; denn bei einer Kontraktionsdauer von 0,7 Sekunden sind nach der HILLschen Kurve des Nutzeffektes bei einmaliger Beugung im Ellbogengelenk immer noch etwa 96% des Maximums zu erzielen, und nach der LUPTONschen Kurve für das Treppensteigen etwa ebensoviel. Anders dagegen, wenn die Optimalfrequenz beim Radfahren nach HANSEN 55 (nach BENEDICT und CATHCARD sogar 70) pro Minute ist. Dann ist die Kontraktionsdauer hierbei allerhöchstens 0,5 Sekunden und der Nutzeffekt dürfte nach HILLs Kurve nur 80% des Maximalen sein. Nimmt man gar das Hinundherbewegen eines senkrechten Hebels mit den Armen, so ist hier die Maximalfrequenz 80 pro Minute. Jede einzelne Beuger- oder Streckerkontraktion dauert somit höchstens nicht ganz 0,4 Sekunden, was nach der HILLschen Kurve für die Ellbogenbeuger keine 60% des maximalen Nutzeffektes geben dürfte. Mithin kann die HILLsche Formel für den Nutzeffekt unmöglich die Verhältnisse richtig wiedergeben. Seite 607 wurden ja schon einige Gründe erörtert, warum der Zähler der Formel stark korrekturbedürftig ist. Es erscheint sogar recht zweifelhaft, ob es überhaupt die Kontraktionsdauer ist, welche das Optimum bestimmt. Zumindest müssen noch andere Faktoren mitspielen, und dies sogar in einem derartigen Maße, daß ihnen gegenüber selbst erhebliche Abweichungen von der optimalen Kontraktionsdauer bedeutungslos sind.

Als zweiter, das optimale Tempo evtl. bestimmender Faktor wird von ATZLER[3] *die Länge der Pause zwischen je zwei aufeinanderfolgenden Kontraktionen einer Muskelgruppe* erwogen; immerhin bleibt er geneigt, der Kontraktionsdauer doch die größere Bedeutung zuzuschreiben. Überlegt man, was eine verschiedene Länge der Pause für eine Bedeutung haben kann, so ist das Nächstliegende, daß mit ihr natürlich die Möglichkeit der Erholung noch während der Arbeit wachsen muß. Aber das kann nicht der Grund sein, da es sich in allen fraglichen Fällen um so kurzdauernde Arbeitsleistungen gehandelt hat, daß Ermüdung und Erholungsnotwendigkeit noch keine Rolle gespielt haben.

Eine andere Erklärung hat WACHHOLDER[4] gegeben. Bei der Analyse des Zustandekommens ganz einfacher willkürlicher Bewegungen in nur einem Gelenke fand sich nämlich, daß schon hier ein kompliziertes Zusammenwirken der aktiven Muskelkräfte mit verschiedenen passiven Kräften, wie Reibungskräften, Trägheitskräften und nicht zuletzt den Elastizitätskräften der Gewebe der bewegten Glieder, stattfindet. Dabei ergab sich nun sowohl für Einzelbewegungen als auch vor allem für wiederholte Hinundherbewegungen, daß dieses Zusammenwirken sich sehr stark mit der Geschwindigkeit der Bewegungen änderte. Weiter zeigte sich, daß bei mittlerer Geschwindigkeit die passiven Kräfte den aktiven Kräften am wenigsten entgegenwirkten, ja in einer günstigen Form des Zusammenwirkens von Trägheits- und Elastizitätskräften offenbar sogar weitgehend ausgenützt wurden, so daß es immer nur kurzdauernder aktiver Anstöße bedurfte, um die Bewegung in dem gewünschten Umfange und Tempo in Gang zu halten (s. auch S. 628). Dementsprechend waren hier die Pausen

[1] Nach den Untersuchungen von ATZLER an der ganz gleichen Bewegungsart des Kurbeldrehens ist es jedoch nicht richtig, wenn man die Kontraktionszeit gleich der halben Umdrehungszeit setzt, wie DICKINSON es tut, sie ist wesentlich kürzer.

[2] In einer während der Korrektur erschienenen Arbeit schließt DOLGIN (Arb. Physiol. **2**, 205 (1929) aus Ergographenversuchen, daß auch bei kleinen Muskeln die optimale Kontraktionsdauer von derselben Größenordnung (0,5—0,75 Sek.) ist.

[3] ATZLER, E.: Physiologische Rationalisierung in Atzlers Handb. d. Arbeitsphysiologie. Leipzig: Thieme 1927 — Probleme und Aufgaben der Arbeitsphysiologie. Erg. Physiol. **27**, 709 (1928).

[4] WACHHOLDER: Erg. Physiol. **26**, 757f. (1928).

zwischen je zwei Kontraktionen maximal lang. Danach wäre es also nicht die Länge der Pause an und für sich, welche das optimale Tempo bestimmte, sondern deren maximale Länge zeigte nur an, daß bei diesem Tempo das Zusammenwirken von aktiven und passiven Kräften am ökonomischsten ist. Wachholder hat dann weiter an Hand der dynamometrischen Untersuchungen von Atzler und Mitarbeitern errechnet, daß beim Kurbeldrehen bei langsamer Umdrehung überhaupt keine Pause vorhanden ist, daß diese bei 30 Umdrehungen pro Minute ein Maximum von etwa 1 Sekunde erreicht und daß dieses Maximum auch noch bei 35 Umdrehungen vorhanden ist. Dann nimmt aber die Pause allmählich wieder ab, ist bei 42 Umdrehungen noch etwa 0,83 Sekunden lang und bei 60 Umdrehungen nur noch etwa 0,58 Sekunden. Wie man sieht, fällt auch bei der Arbeit des Kurbeldrehens die maximale Pausenlänge voll mit dem Bereiche des ökonomischen Tempos zusammen. Leider ist bisher noch bei keiner einzigen anderen Arbeitsbewegung neben der Veränderung des Stoffwechselverbrauches mit dem Wechsel der Geschwindigkeit zugleich noch die Veränderung der Kräfteverteilung, sei es dynamometrisch, sei es mit Hilfe der Aktionsströme, untersucht worden, so daß nicht gesagt werden kann, wieweit die von Wachholder gegebene Erklärung allgemein zutrifft.

Sehr zugunsten dieser Deutung spricht, daß, wie die Tabelle zeigt, das Tempo um optimal zu sein, um so langsamer sein muß, je größer die zu bewegende Masse des Gliedes ist (Armbewegungen 80—100, Beinbewegungen 45, Rumpfbewegungen 30—35 pro Minute). Wachholder und Altenburger[1] fanden nämlich, daß das für die Verteilung der passiven und aktiven Kräfte optimale Tempo bei derselben Form der Bewegung für den Unterarm langsamer sein muß als für die Hand, und für diese langsamer als für die Finger. Das ist verständlich; denn die Trägheitskräfte wachsen mit der bewegten Masse. Sie dürfen aber, wie gesagt, nicht zu groß werden, da sonst für ihre Vernichtung bei Beendigung der Bewegung oder bei der Umkehr in die Gegenbewegung zuviel aktive Kraft verbraucht wird. Darum müssen sie bei größerer Masse durch Dämpfung der Geschwindigkeit auf der eben genügenden mittleren Größe gehalten werden.

Ist dies alles richtig, dann muß man aber erwarten, daß auch, wenn durch äußere Zusatzbelastung das Trägheitsmoment wächst, das optimale Tempo abnimmt. Beim Gehen (Atzler) und Radfahren (Hansen) ist dies tatsächlich gefunden worden, beim Kurbeldrehen dagegen bei weitgehender Veränderung des Trägheitsmomentes des äußeren Systems nicht (Jaschwili) (s. S. 621). Im letzteren Falle ist aber die mitbewegte Körpermasse (obere Extremitäten mit Rumpf und Kopf) bzw. deren Trägheitsmoment derart groß, daß demgegenüber die Variation der äußeren Masse anscheinend doch noch zu klein war, um eine deutliche Änderung des Geschwindigkeitsoptimums zu bewirken. Möglicherweise tritt auch in diesem speziellen Falle noch etwas anderes maßgebend hinzu: überhaupt dürfen wir, wie aus dem Ausgeführten hervorgeht, niemals nur einen einzigen Faktor für die Lage des Geschwindigkeitsoptimums, geschweige denn für die Erreichung eines optimalen Nutzeffektes überhaupt, verantwortlich machen. Ebensowenig, wie dies sicher nicht allein durch die Kontraktionsdauer bestimmt wird, ebensowenig geschieht dies allein durch die Pause zwischen den Kontraktionen; ganz abgesehen davon, daß diese Pausenlänge nichts anderes ist als der Ausdruck für ein kompliziertes Zusammenwirken der verschiedensten Faktoren.

[1] Wachholder u. Altenburger: Beiträge zur Physiologie der willkürlichen Bewegung. IX. Fortlaufende Hinundherbewegung. Pflügers Arch. **214**, 625 (1926).

b) Gleichmäßig schnelle Bewegungsausführung.

Mit der Existenz eines mittleren optimalen Bewegungstempos hängt unmittelbar die zweite Bedingung zusammen, die erfüllt sein muß, wenn ein Arbeitsoptimum erzielt werden soll, nämlich die Bedingung einer möglichst gleichförmigen, will sagen gleichmäßig schnellen Bewegungsausführung. Bei dem rapiden Sinken des Nutzeffektes mit Vergrößerung der Geschwindigkeit muß jede kleine Beschleunigung der Bewegung den Nutzeffekt erheblich herabdrücken, und dies um so mehr, je größer die durchschnittliche Geschwindigkeit ist. Für die Erzielung sportlicher Rekorde ist dies von besonderer Bedeutung. Wie die kinematographische Analyse des Laufes guter und schlechter Läufer ergab, unterscheiden sich diese vor allem durch die Gleichmäßigkeit und Ungleichmäßigkeit der Fortbewegung, und die Weltrekordläufer zeichnen sich durch die vollendete Gleichmäßigkeit der Fortbewegung aus (JOKL[1]).

Aber auch in den Arbeitsbewegungen spielt dies eine Rolle. Vor allem unterscheiden sich nach Aufnahmen von GILBRETH[2], LEHMANN[3] u. a. die Bewegungskurven geübter und ungeübter, frischer und ermüdeter Personen sehr stark in dieser Hinsicht.

c) Optimale Belastung bzw. bewegte Masse.

Schließlich ist nach HILL, wie S. 605 ausgeführt, ebenfalls noch auf den Einfluß der Geschwindigkeit der Bewegung zurückzuführen, daß es bei Einzelbewegungen eine mittlere optimale Belastung gibt.

Es gibt aber nach ATZLERS[4] Untersuchungen über das Heben verschieden schwerer Gewichte noch eine andere Erklärung, nämlich daß der Energieverlust durch die Leerbewegungen mit steigender Belastung zunächst eine immer geringere prozentuale Rolle spielt, dann aber plötzlich in die Höhe schnellt, wenn die bei der statischen Arbeit schon besprochene obere Grenze der Belastung, bei der unzweckmäßige Mitinnervationen nicht mehr vermeidbar sind, überschritten wird.

Schließlich dürfte hier ein weiterer Punkt mit zu berücksichtigen sein, nämlich daß es, wie oben bei Erörterung der optimalen Kontraktionspause ausgeführt wurde, am ökonomischsten zu sein scheint, das Glied durch einen kurzen Stoß in Bewegung zu setzen und im übrigen die dem System erteilte kinetische Energie für die Weiterbewegung auszunutzen. Dazu darf aber die zu bewegende Masse nicht zu klein sein, oder wenn das doch der Fall ist, muß die Geschwindigkeit der Bewegung entsprechend erhöht werden. Von besonderer Bedeutung ist dies bei fortlaufenden Hinundherbewegungen, z. B. beim Kurbeldrehen. So erklärt sich nach JASCHWILI[5], daß bei langsamen Frequenzen bis etwas über das optimale Tempo hinaus das größte untersuchte Trägheitsmoment den kleinsten Energieverbrauch pro Meterkilogramm ergab. Bei hohen Geschwindigkeiten wird ein großes Trägheitsmoment dagegen ungünstiger. Einmal wird schon durch kleinere Massen genügend lebendige Kraft erzeugt, und es kommt bei größeren Massen leicht zu einem Überschuß daran, der unter Energieverlust wieder vernichtet werden muß, andererseits fallen die bei hohen Geschwindigkeiten unvermeidbaren Unregelmäßigkeiten im Drehen bei großer Belastung viel stärker störend ins Gewicht, als bei kleinerer Belastung.

---

[1] JOKL, F.: Beiträge zur Physiologie des Laufens. Arb.physiol. **1**, 296 (1929).

[2] GILBRETH: Angewandte Bewegungsstudien. Berlin: Verlag des Ver. dtsch. Ing. 1920 – Ermüdungsstudien. Ebenda 1921.

[3] LEHMANN, G.: Methodische Bemerkungen zur Ermüdungsfrage. Beiheft 7 zum Zbl. Gewerbehyg.

[4] ATZLER, HERBST, LEHMANN u. MÜLLER: Pflügers Arch. **208**, 185 (1925).

[5] JASCHWILI: Arb.physiol. **1**, 198 (1928).

d) Optimale Form der Bewegung.

Von sehr großem Einflusse auf die Ökonomie der Arbeit ist weiter die Form der Bewegung, ob wiederholte Einzelbewegung oder fortlaufende Hinundherbewegung.

Die Tabelle 7 zeigt den gewaltigen Unterschied des optimalen Wirkungsgrades, der bei Hinundherbewegungen nicht unter 20%, bei Einzelbewegungen nicht über 14% ist. Das macht verständlich, warum die Maschinen des täglichen Lebens augenscheinlich nach Möglichkeit so eingerichtet sind, daß die Arbeitsbewegung keine lineare, sondern eine rotierende, d. h. zwangsförmige Hinundherbewegung ist. Ist doch das Kurbeldrehen mit der Hand (Zentrifugen, Mühlen, viele Küchengeräte usw.) oder mit dem Fuß (Fahrrad, Nähmaschine) eines der häufigsten Teilelemente aller Arbeitsbewegungen.

Zur Erklärung für den günstigen Wirkungsgrad der Hinundherbewegungen muß einmal daran gedacht werden, daß bei diesen gegenüber den Einzelbewegungen die ja immer den Wirkungsgrad herunterdrückende Haltungsarbeit stark zurücktritt. In der Tat besitzen die Hinundherbewegungen den hohen Wirkungsgrad, wie dies aus ATZLERS Analyse der Kräfteverteilung beim Kurbeldrehen hervorgeht, dann, wenn sie so frequent sind, daß starke Trägheitskräfte entwickelt werden, welche erhebliche Haltearbeit unnötig machen.

Tabelle 7.

Arbeit	Optimaler Wirkungsgrad in %	Autor
A. *Hinundherbewegungen.*		
Kurbeldrehen	24,1—27,9	REACH
	20,0	ATZLER
Hinundherbewegungen eines senkrechten Hebels	24,7	CATHCART, RICHARDSON u. CAMPBELL
Radfahren (Ergometer)	27	BENEDICT und CATHCART
	20	HANSEN
	21,5	DICKINSON
Gehen	33,5	ATZLER
Treppensteigen	24	LUPTON
B. *Einzelbewegungen.*		
Gewichtheben	8,4	ATZLER
Hantelstoßen	10,0	FULL u. LEHMANN
Senkrechter Hebel (Stoßen) . . .	14,0	LEHMANN
Senkrechter Hebel (Ziehen) . . .	14,0	FURUSAWA

Dies kann aber nicht der Hauptgrund für die auffällige Differenz des Wirkungsgrades zwischen Hinundherbewegungen und Einzelbewegungen sein; denn auch bei einigen der in der Tabelle angeführten Einzelbewegungen (Gewichtsheben, Stoßen eines senkrechten Hebels) ist die Anordnung so gewesen, daß dabei Haltearbeit so gut wie nicht zu leisten war. Trotzdem ist bei der einen der beiden der Wirkungsrad noch geringer als beim Hantelstoßen, das stoßweise in Absätzen ausgeführt wurde, also mit beträchtlicher Haltearbeit.

Der Grund kann auch nicht in sonstigen Unterschieden der verschiedenen miteinander verglichenen Bewegungen liegen, vielmehr muß er tatsächlich schon in der Art der Ausführung der einzelnen Bewegung begründet sein, ob als Einzelbewegung oder als Hinundherbewegung. Dies beweist das Beispiel der Arbeit am senkrechten Hebel. Bei der CATHCARTschen[1] Ausführung mit dem hohen

[1] CATHCART, RICHARDSON u. CAMPBELL: Studies in muscle activity. II. The influence of speed on the mechanical efficiency. J. of Physiol. 58, 355 (1924).

Wirkungsgrad von 24,7% ist der mit einer Kurbel verbundene Hebel fortlaufend hinundherbewegt worden. In der Ausführung von LEHMANN[1] bzw. FURUSAWA[2] mit dem niedrigen Wirkungsgrad von nur 14% handelt es sich um typische Einzelbewegungen; denn diese Autoren haben den Hebel nur nach einer Seite hin kraftvoll bewegen lassen, während die Rückbewegung leer geschah.

Letzteres weist schon auf einen Grund für den Unterschied im Wirkungsgrad hin; denn wenigstens in diesem Falle dürfte der Grund für den Unterschied zum Teil darin zu suchen sein, daß bei der Ausführung als Einzelbewegung die zur Wiederholung unumgängliche Rückbewegung, also die Hälfte der ganzen Bewegung, für die Arbeitsleistung verloren ging, während sie bei der CATHCARTschen Ausführung als Hinundherbewegung ausgenützt wurde. Aber es gibt auch Hinundherbewegungen, bei denen die Rückbewegung völlig leer geschieht und trotzdem der Wirkungsgrad hoch ist, z. B. das Radfahren. Dieser Grund trifft also nicht allgemein zu.

Ein anderer, ebenfalls mechanischer Grund dürfte dagegen allgemeinere Bedeutung besitzen, nämlich der, daß die dem System durch die Bewegung erteilte lebendige Kraft bei Einzelbewegungen sehr schlecht, bei Hinundherbewegungen in der Form von Rotationsbewegungen dagegen äußerst vollkommen ausgenützt werden kann. Bei Einzelbewegungen muß entweder durch mäßige andauernde Kontraktion gerade nur so viel Kraft entwickelt werden, wie die Weiterführung der Bewegung verlangt, dies ist aber, wie schon wiederholt erörtert, unökonomisch; oder es wird zwar durch einen kurzen ökonomischen Stoß starke lebendige Kraft entwickelt, dann muß aber wiederum gänzlich unökonomisch der am Ende vorhandene Überschuß daran vernichtet werden. Bei der Rotationsbewegung dagegen braucht nichts vernichtet zu werden, geht nichts verloren, sondern der ganze Überschuß wird mechanisch in die Gegenbewegung übergeführt.

Alles dies ist jedoch nicht allein rein mechanisch bedingt, sondern hat eine sehr wesentliche physiologische Seite. Die Analyse der Ausführungen willkürlicher Bewegungen[3] hat nämlich ergeben, daß kräftige Einzelbewegungen, wenn sie einigermaßen schnell ausgeführt werden, nicht einfach durch ein Aufhören der Agonistentätigkeit glatt abgebrochen werden können. Vielmehr schließen sich, nicht nur ungewollt, sondern sogar völlig ununterdrückbar, stets mehrere zwischen Antagonisten und Agonisten rhythmisch alternierende Nachkontraktionen an. An der Bewegung selbst zeigt sich das darin, daß diese von mäßig geschwinder Ausführung an nicht jederzeit glatt zum Stillstande gebracht werden kann, sondern erst nach einer mehr oder minder ausgiebigen Rückbewegung (Rückschlag RIEGERS[4]), bei schneller Ausführung sogar erst nach mehreren wellenförmigen Nachbewegungen, denen dann jedesmal eine abwechselnde Antagonisten- und Agonisteninnervation zugrunde liegt (Abb. 239). Eine solche Neigung zu periodischem Alternieren von Agonisten und Antagonistentätigkeit tritt auch noch unter den verschiedensten anderen Umständen stark hervor, so daß die Annahme nahe liegt, daß die nervösen Zentren der Strecker und Beuger nicht unabhängig voneinander für sich funktionieren, sondern daß sie funktionell gekuppelt sind, so etwa wie die beiden Schalen einer Waage (Halbzentrentheorie

---

[1] LEHMANN: Arbeitsphysiol. Studien IV. Pflügers Arch. **215**, 329 (1927).

[2] FURUSAWA: Muscular exercise etc. XIII. The gaseous exchanges of restricted muscular exercise in man. Proc. roy. Soc. Lond. B **99**, 155 (1926).

[3] WACHHOLDER u. ALTENBURGER: Beiträge zur Physiologie der willkürlichen Bewegung. VIII. Einzelbewegungen. Pflügers Arch. **214**, 642 (1926).

[4] RIEGER: Über Muskelzustände. Jena: Fischer 1906 — Z. Sinnesphysiol. **31**, 1; **32**, 377 (1903).

von GRAHAM BROWN[1]). Wie dem auch theoretisch sein mag, jedenfalls ist diese Neigung vorhanden und verleiht zugleich mit der Neigung unserer Glieder, einmal (sei es aktiv oder passiv) angestoßen in Elastizitätsschwingungen zu geraten, der Ausführung unserer Bewegungen die entschiedene Tendenz zur rhythmisch wiederholten Hinundherbewegung. Diese Eigenarten unseres physiologischen Bewegungsmechanismus machen sich bei der Ausführung isolierter Einzelbewegungen störend bemerkbar und müssen deren Wirkungsgrad herunterdrücken. Die Ausführung von Hinundherbewegungen ist ihnen dagegen vollkommen angepaßt. Dementsprechend sieht man in diesem Falle nichts von derartigen Störungen, sondern eine ganz glatte, koordinierte Ausführung mit nur einmaliger Kontraktion der betreffenden Agonisten während jeder Bewegungsphase[2] (Abb. 240). Auch sind bei der mittleren optimalen Frequenz die aufeinanderfolgenden Tätigkeiten derselben Muskelgruppe durch lange Pausen der Untätigkeit voneinander getrennt, oder es sind sogar nicht unbeträchtliche Strecken vorhanden, in denen beide, sowohl Agonisten als auch Antagonisten, sich in vollkommener Ruhe befinden und die Bewegung rein passiv weitergeht. Daß dies für den Wirkungsgrad äußerst günstig sein muß, liegt auf der Hand.

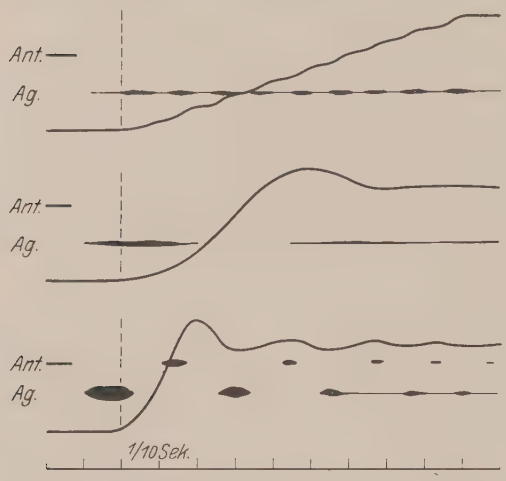


Abb. 239. Schema der Ausführung einer langsamen, mittelschnellen und sehr schnellen Einzelbewegung.

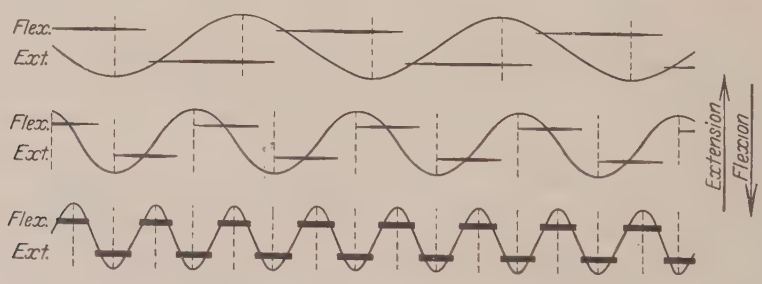


Abb. 240. Schema der Ausführung einer langsamen, mittelschnellen und sehr schnellen fortlaufenden gebundenen Hinundherbewegung.

Zu diesem Punkte wäre schließlich noch zu bemerken, daß nach den Untersuchungen von R. WAGNER[3] die Ausführung einer flüssigen Hinundherbewegung durch das Vorherrschen von Trägheits- und Elastizitätskräften begünstigt, durch das von Reibungskräften ungünstig beeinflußt wird.

[1] GRAHAM BROWN: Die Reflexfunktionen des Zentralnervensystems mit besonderer Berücksichtigung der rhythmischen Tätigkeiten beim Säugetier. Erg. Physiol. I. **13**, 279 (1913); II. **15**, 480 (1916).

[2] WACHHOLDER u. ALTENBURGER: Beiträge zur Physiologie der willkürlichen Bewegung. IX. Fortlaufende Hinundherbewegungen. Pflügers Arch. **214**, 625 (1926).

[3] WAGNER, R.: Über die Zusammenarbeit der Antagonisten bei der Willkürbewegung. I. Mitt.: Abhängigkeit von mechanischen Bedingungen. Z. Biol. **83**, 59 (1925).

e) Einfluß der Bewegungsweite.

Auch die Weite der Bewegung ist, soweit man nach den bisherigen Befunden sagen kann, sicherlich von großem Einflusse auf den optimalen Wirkungsgrad. Betrachtet man zunächst den einfachsten Fall, daß es sich um Bewegungen in nur einem Gelenke handelt, so kann mit Sicherheit gesagt werden, daß sehr große, bis an die Grenzstellungen hinangehende Bewegungen ungünstig sind; denn hier wachsen die zu überwindenden elastischen Gegenkräfte der Gewebe sehr stark an. Zur Aufrechterhaltung noch 10—20° von der Grenzstellung entfernter Stellungen können große, mehr als 1 kg betragende Muskelanspannungen erforderlich sein[1]. Das muß sich besonders bei Einzelbewegungen ungünstig auswirken, wenn diese eine Zeitlang in solchen Stellungen beharren, weniger bei Hinundherbewegungen, in denen diese nur vorübergehend durchschritten werden. Für die bei künstlerischen Betätigungen speziell beim Streichinstrumentenspiel vorkommenden Bewegungen ist nach W. Trendelenburg[2] das hervorstechendste Merkmal, daß bei ihnen „die Spannung der Muskeln im ganzen eine sehr geringe ist", und dies „hängt aufs engste damit zusammen, daß sich die Glieder bei diesen Bewegungen fast immer in mittleren Lagen der Beweglichkeitsgrenzen halten". Darin sieht er neben der im nächsten Abschnitt zu besprechenden möglichst geringen Mitinnervation anderer Muskeln das begründet, „was wir an der Kunstbewegung als so natürlich empfinden. Nicht zur künstlerischen Bewegung steht die natürliche im Gegensatz, sondern zur gezwungenen, unfreien Bewegung, die zu starke Muskelanspannungen verwendet und sich zuviel an Grenzstellungen hält". Es ist einleuchtend, daß natürliche Ausführung in diesem Sinne nicht nur für Bewegungen bei künstlerischer Betätigung, sondern auch für Arbeitsbewegungen von großer Bedeutung sein muß.

Andererseits ist nach dem eben Angeführten zu erwarten, daß auch bei stark eingeschränkter Exkursion die Bewegungsausführung unökonomisch wird, da es dann schwer, bei Einzelbewegungen sogar unmöglich wird, die Trägheitskräfte richtig auszunutzen. Man kommt demnach zu dem Schlusse, daß bei Bewegungen in nur einem Gelenke eine mittlere Bewegungsweite am ökonomischsten sein muß, weil hier die lebendige Kraft am besten ausgenützt werden kann. In der Praxis dürfte hier aber immer komplizierend hinzukommen, daß verschieden weite Bewegungen nicht auf die gleiche Weise ausgeführt werden, vielmehr nur kleine Bewegungen in einem Gelenke, große dagegen unter mehr oder minder umfangreicher Mitbewegung des ganzen Körpers. Jedoch auch hier gilt, wie die Untersuchungen Lehmanns[3] über das verschieden weite Stoßen und Ziehen eines senkrechten Hebels ergeben haben, ganz dasselbe. Die von Lehmann aufgenommenen Dynamogramme und Stoffwechseluntersuchungen des Wirkungsgrades zeigen deutlich, daß ganz entsprechend dem eben über die Bewegung in nur einem Gelenk Ausgeführten, auch hier eine mittlere Exkursionsweite am günstigsten ist, bei der nur während eines Teiles der Bewegung aktiv eingegriffen wird und der Rest der Bewegungsausführung der entwickelten lebendigen Kraft des Systems überlassen wird.

Es ist aber nicht zu erwarten, daß bei allen Arbeitsbewegungen eine mittlere Weite am ökonomischsten ist; denn durch die Veränderungen des ganzen Bewegungsmodus mit Änderung der Weite der Bewegung können in speziellen Fällen derartige Unterschiede im Umfange der Leerbewegung u. dgl. bedingt

---

[1] Wachholder, K.: Erg. Physiol. **26**, 666f. (1928).

[2] Trendelenburg, W.: Zur Physiologie der Spielbewegung in der Musikausübung. Pflügers Arch. **201**, 198 (1923) — Die natürlichen Grundlagen der Kunst des Streichinstrumentenspiels. Berlin: Julius Springer 1925.

[3] Lehmann, G.: Arbeitsphysiol. Studien IV. Pflügers Arch. **215**, 329 (1927).

sein, daß das oben angeführte Moment dadurch verwischt wird. So ist z. B. beim Kurbeldrehen unter sonstigen optimalen Bedingungen eine mittlere Größe des Kurbelradius am günstigsten unter anderen weniger günstigen speziellen Bedingen dagegen nicht. Beim Gehen und Ziehen am Wagen hinwiederum ist, abgesehen von einer ganz kleinen Schrittzahl pro Minute, stets eine mittlere Schrittlänge die optimale (Atzler[1]).

f) Vermeidung unnötiger Mitinnervationen.

So wenig, abgesehen von der Atzlerschen Schule, die Bedeutung der Weite der Bewegung für das Arbeitsoptimum beachtet worden ist, so stark ist von den verschiedensten Seiten hierfür immer wieder die möglichste Vermeidung aller unnötigen Mitinnervationen betont worden. Immer wieder ist darauf hingewiesen worden, daß die Arbeitsausführung des Geübten und Ungeübten, des Unermüdeten und Ermüdeten sich vor allem in dieser Hinsicht unterscheidet.

Von solchen, das Arbeitsoptimum herunterdrückenden Mitinnervationen können wir zwei verschiedene Arten unterscheiden, nämlich 1. Mitbewegungen, durch welche keine äußere Arbeit produziert wird, sog. Leerbewegungen, und 2. aktive Versteifungen der Glieder. Im letzteren Falle muß noch unterschieden werden: a) die Versteifung der an der Arbeitsbewegung nicht beteiligten Teile des Körpers, und b) die Versteifung der arbeitenden Glieder selbst.

Was die erstgenannten Mitinnervationen, die Leerbewegungen, anbetrifft, so handelt es sich, abgesehen von der interessanten Tatsache, daß sie durch Übung vermindert, durch Ermüdung vergrößert werden, mehr um ein arbeitstechnisches als um ein arbeitsphysiologisches Problem. Allgemeine durch die Eigentümlichkeiten der physiologischen Funktion bedingte Richtlinien lassen sich hier zur Zeit schwer geben. Eine Fülle von speziellen Bedingungen, die bei den einzelnen Arbeitsarten erfüllt sein müssen, um die Leerbewegungen möglichst zu vermindern und dadurch den Wirkungsgrad zu erhöhen, haben vor allem die Rationalisierungsbestrebungen der Atzlerschen Schule[2] und diejenigen Simonsons[3] zutage gefördert. Daß eine möglichste Reduzierung der Leerbewegungen nur für den in diesem Abschnitte allein erörterten Fall einer einzigen kurzdauernden Arbeitsleistung günstig ist, nicht dagegen für längerdauernde Arbeitsfolgen, wird im folgenden Abschnitte noch näher erörtert werden.

Was zweitens die Versteifungsinnervation anbetrifft, d. h. die dauernde gleichzeitige Anspannung mehr oder minder aller ein Gelenk umgebenden Muskeln zum Zwecke seiner Feststellung, so herrscht wohl nur eine Meinung darüber, daß diese auf alle Fälle nach Möglichkeit einzuschränken ist. Fraglich ist nur, wieweit das möglich ist. Hier haben die unter dem Namen der rhythmischen Gymnastik bekanntgewordenen Bestrebungen, welche unsere gesamte körperliche Erziehung in den letzten Jahren tiefgreifend umgestaltet haben, einen wahren Sturmlauf gegen alle Versteifungsinnervationen entfacht, die sie als unnatürliche Verkrampfungen bezeichnen. So verschieden die Anschauungen und Ziele der Schulen der rhythmischen Gymnastik im einzelnen auch sein mögen, darin sind sie sich alle einig, daß der durch Daueranspannungen verkrampfte menschliche Körper zunächst durch geeignete Entspannungsübungen gelockert werden müsse. Dabei gehen sie so weit, daß sie jede Daueranspannung unserer Muskeln als unnatürlich ansehen und nur rhythmisch an- und abschwellende

[1] Atzler, E. u. Herbst: Arbeitsphysiol. Studien III. Pflügers Arch. **215**, 291 (1927).
[2] Atzler, E.: Physiologische Rationalisierung, in Atzlers Handb. d. Arbeitsphysiologie. Leipzig 1927.
[3] Simonson, E.: Rationalisierung industrieller Arbeit nach physiologischen Gesichtspunkten. I. Mitt. Arb.physiol. **1**, 503 (1929).

Tätigkeiten als natürlich gelten lassen wollen. Daß das, trotzdem unser Bewegungsmechanismus von Haus aus auf eine rhythmische Betätigungsart eingestellt ist (s. auch S. 627), doch entschieden zuweit geht, hat WACHHOLDER[1] auseinandergesetzt.

Man muß hier streng unterscheiden zwischen zweckmäßigen und unzweckmäßigen Mitinnervationen. Wie schon DUCHENNE[2] nachgewiesen hat, ist eine natürliche Ausführung zahlreicher Gliedbewegungen unmöglich, ohne daß benachbarte Teile des Körpers aktiv versteift werden. Zum Beispiel gehört zum Seitwärtsheben des Armes eine Versteifung des Schulterblattes gegen den Rumpf. Ist diese infolge Lähmung der entsprechenden Muskeln nicht vorhanden, so steht das Schulterblatt beim Seitwärtsheben des Armes flügelförmig vom Rumpfe ab. Derartige, für eine koordinierte Bewegungsausführung unbedingt notwendige Versteifungsinnervationen ausschalten zu wollen, ist natürlich unsinnig. Nach den Ergebnissen der Analyse ihres Zustandekommens durch WACHHOLDER und ALTENBURGER[3] ist dies allem Anscheine nach auch ganz unmöglich. Wird der Arm nicht leer bewegt, sondern dazu noch schwere äußere Arbeit geleistet, so werden außer den Muskeln der Schultern noch diejenigen des ganzen Rumpfes und der Beine mitangespannt. Auch dies ist durchaus zweckmäßig, um den nötigen Stützpunkt zu schaffen und eine völlige Ausschaltung kommt, da sie jede einigermaßen beträchtliche Arbeitsleistung illusorisch machen würde, gar nicht in Frage. Solche zweckmäßigen Mitanspannungen können nur auf das, im ungeübten Zustande allerdings meist weit überschrittene notwendige Mindestmaß heruntergedrückt werden.

Nicht notwendige Mitinnervationen, etwa wenn bei Arbeitsleistung mit nur einem Arme die Muskeln des anderen Armes, des Gesichts, Halses usw. krampfhaft angespannt werden, sind dagegen selbstverständlich auf alle Fälle möglichst vollkommen auszuschalten. Bei der Schwerarbeit verschlechtern sie den Wirkungsgrad erheblich und führen außerdem wie alle statischen Arbeitsleistungen zu frühzeitigem Einsetzen der subjektiven Ermüdung. Bei der Feinarbeit können sie, wenn sie stark sind, die vollendet koordinierte Bewegungsausführung sehr erschweren, wenn nicht gar unmöglich machen. Für die feinen Bewegungen beim kunstgemäßen Spielen von Streichinstrumenten hat W. TRENDELENBURG[4] gezeigt, von wie großer Bedeutung es hier ist, bestimmte Muskelgruppen dauernd innervieren zu können, während selbst nahe benachbarte Gruppen völlig schlaff bleiben (z. B. Daumen und übrige Finger der linken Hand beim Violinspiel).

Was nun die andere Art der Versteifung anbetrifft, nämlich die des bewegten Gelenkes selbst, so ist die Behauptung der rhythmischen Gymnastikschulen richtig, daß fast alle Personen, wenn unbeeinflußt, mehr oder minder stark versteifte Bewegungen auszuführen pflegen; doch hält sich die Stärke der Versteifung meist in mäßigen Grenzen. Die Analyse (WACHHOLDER und ALTENBURGER[5]) ergab weiter, daß sie am stärksten bei Einzelbewegungen ist, zumal wenn diese schnell und dazu noch als Zielbewegungen ausgeführt werden sollen. Bedeutend geringer ist sie gewöhnlich bei Hinundherbewegungen, vor allem

---

[1] WACHHOLDER, K.: Willkürliche Haltung und Bewegung. Erg. Physiol. **26**, 568 (1928), s. S. 752 u. 760ff.

[2] DUCHENNE: Physiologie der Bewegungen. Übersetzt von C. WERNICKE. Kassel u. Berlin 1885.

[3] WACHHOLDER u. ALTENBURGER: Beiträge zur Physiologie der willkürlichen Bewegung. VI. Über die Beziehungen der Agonisten und Synergisten und über die Genese der Synergistentätigkeit. Pflügers Arch. **210**, 661 (1925).

[4] TRENDELENBURG: Über Mitinnervierung. Arch. f. Psychiatr. **74**, 303 (1925).

[5] WACHHOLDER u. ALTENBURGER: Pflügers Arch. **214**, 625, 642 (1926).

bei solchen in mittlerem Tempo. Aber auch diese Versteifung des bewegten Gelenkes selbst ist ebenso wie diejenige der anderen Gelenke nur zum Teil unzweckmäßig, zum Teil sogar sehr von Wert. Denn wenn sich ergab, daß sie bei der Aufgabe, eine schnelle Zielbewegung zu machen, besonders stark zu sein pflegt, so ließ sich noch weiterhin zeigen, daß diese Aufgabe bei ganz lockerer Bewegung sehr viel schlechter zu erfüllen ist als bei leicht versteifter[1]. Näheres darüber s. S. 640. Da durch eine dauernde Innervation, wie sie bei der Versteifung vorliegt, die meisten der für die Regulierung sehr wichtigen Dehnungsreflexe der Muskeln erst gebahnt werden (P. Hoffmann[2]), so ist nicht nur für schnelle, sondern auch für langsame Bewegungen eine leichte, die Reflexe eben bahnende Versteifung im Interesse der Sicherheit der Bewegungsausführung gegen etwaige Störungen durch Außenkräfte durchaus wünschenswert. Mit solchen Störungen muß man aber bei der Ausführung langsamer Arbeitsbewegungen immer rechnen. Wenn dagegen bei schnelleren Bewegungen, etwa z. B. bei solchen von optimalem Tempo, wie oben ausgeführt, stets erhebliche Trägheitskräfte entwickelt werden, so genügen diese, um etwaigen Störungen entgegenzuwirken, und eine Versteifung kann völlig fortgelassen werden. Darauf beruht wohl nicht zum mindesten, daß der Wirkungsgrad solcher Bewegungen bedeutend besser ist als derjenige ganz langsamer Bewegungen.

Die Fähigkeit ganz lockere, unversteifte Bewegungen auszuführen, ist nun individuell sehr verschieden entwickelt. Hier lassen sich sowohl was die Versteifung des bewegten Gliedes selbst anbetrifft (Wachholder[3]) als auch in bezug auf die Versteifung der anderen, nicht direkt beteiligten Glieder verschiedene Typen unterscheiden (Trendelenburg[4]). Eine erste kleine Gruppe von Personen benimmt sich unter Bedingungen, unter denen dies möglich ist, von vornherein völlig locker, unversteift. Die zweite Gruppe, zu der die überwiegende Mehrzahl aller Menschen zu gehören scheint, zeigt unbeeinflußt stets mehr oder minder starke Versteifungen, und zwar auch dann, wenn dies überflüssig ist, kann aber, darauf aufmerksam gemacht, nach einiger Übung diese vermeiden. Einer letzten kleinen Gruppe von Personen ist dies, solange sie sich ruhig verhalten, auch möglich. Sobald sie aber eine Bewegung auszuführen beabsichtigen, können sie es nicht unterlassen, ihre Muskeln gleich wieder krampfhaft anzuspannen. Da diesen Ergebnissen zufolge unnütze Versteifungsinnervationen tatsächlich weitverbreitet zu sein scheinen, so dürften, wenn, wie es in einigen Betrieben schon eingeführt ist, während größerer Arbeitspausen von den Angestellten Freiübungen ausgeführt werden, hierbei Entspannungsübungen im Sinne der rhythmischen Gymnastik wohl angebracht sein. Das müßte aber nach dem eben Ausgeführten nicht so geschehen, daß nur möglichste Entspannung bei im übrigen ruhiger Haltung geübt wird (Bode[5]), sondern so, daß auch eine möglichst lockere aktive Bewegungsausführung erstrebt wird (Laban[6]). Da es, wie S. 592 und 613 ausgeführt, für alle schweren, nur mit Anstrengung ausführbaren statischen und dynamischen Arbeiten charakteristisch ist, daß hier die Innervation nicht mehr auf die unbedingt notwendigen Muskeln beschränkt bleibt, sondern auch auf deren Antagonisten überspringt, also eine echte Versteifung eintritt, und da dies einer der Hauptfaktoren ist, die solch schwere Arbeit so ungünstig gestalten, so dürften gerade für Schwerarbeiter Entspannungs-

[1] Wachholder, K.: Pflügers Arch. **209**, 218 (1925), s. Abb. 9, S. 234.
[2] Hoffmann, P.: Untersuchungen über die Eigenreflexe (Sehnenreflexe) menschlicher Muskeln. Berlin: Julius Springer 1922. — Wagner, R.: Z. Biol. **83**, 120 (1925).
[3] Wachholder, K.: Erg. Physiol. **26**, 763 (1928).
[4] Trendelenburg, W.: Über Mitinnervierung. Arch. f. Psychiatr. **74**, 303 (1925).
[5] Bode, R.: Ausdrucksgymnastik. 3. Aufl. München: C. H. Beck 1925.
[6] Laban, R. v.: Gymnastik und Tanz. Oldenburg: Stalling 1926.

übungen, die dem entgegenwirken, von Wert sein. Das ist um so bedeutungsvoller, als nach solchen schweren Anstrengungen, wenn sie sich oft wiederholt haben, als Nachwirkung Daueranspannungen auch in der Ruhe übrigzubleiben pflegen, die zu den verschiedensten Schädigungen führen können. Man denke nur an den Typus des Schwerathleten, Ringers mit der dauernden Anspannung der Muskeln des Schultergürtels, die diesen Leuten eine ausgiebige Erweiterung des Brustkorbes bei der Einatmung ganz unmöglich macht. Andererseits haben nach den TRENDELENBURGschen Untersuchungen Entspannungsübungen sicher auch für Feinarbeiter besonderen Wert.

2. Länger dauernde Arbeitsleistungen.

Bei den langdauernden, sich täglich wiederholenden Arbeitsbeanspruchungen der Praxis wird das Optimum dadurch bestimmt, unter welchen Bedingungen die Leistungsfähigkeit des Arbeitenden am besten erhalten bleibt, also wesentlich durch die Schnelligkeit des Eintritts der Ermüdung und durch die Schnelligkeit der völligen Wiedererholung. Es liegt daher nahe, nach einem objektiven Maßstabe der Ermüdung zu suchen, und eine ungeheure Mühe ist darauf auch von den verschiedensten Seiten verwandt worden. Aber alles Erreichte ist unzulänglich und muß es auch sein wegen der starken subjektiven Ermüdungskomponente (DURIG[1]). Immerhin haben die Untersuchungen doch einige Anhaltspunkte zutage gebracht, welche uns zu beurteilen gestatten, was bei längerer Beanspruchung günstig sein muß und was nicht.

Fragt man sich zunächst, ob und wieweit das über das Optimum bei kurzdauernder Arbeit Ausgeführte auch in diesem Falle längerdauernder, sich häufig wiederholender Beanspruchung gilt, so ergibt sich folgendes: Überblickt man das im vorigen Abschnitte über den Einfluß der verschiedenen Faktoren auf die Erreichung eines optimalen Wirkungsgrades Ausgeführte, so fällt auf, daß es sich mit einer einzigen gleich noch zu besprechenden Ausnahme im Grunde genommen immer wieder um dasselbe handelt. Man sieht nämlich das Optimum des Wirkungsgrades immer wieder dann eintreten, wenn die Bedingungen derart sind, daß lebhafte Trägheitskräfte entwickelt werden, die während längerer Zeit die Fortführung der Bewegung allein übernehmen, so daß während dessen lange Kontraktionspausen entstehen können. Es leuchtet ein, daß dies auch für langdauernde, sich wiederholende Beanspruchungen günstig sein muß; denn es versteht sich, daß je länger die Kontraktionspausen sind, desto besser die Erholungsmöglichkeit schon während der Arbeitsleistung selbst sein muß. Insofern das Maximum des Wirkungsgrades auf diesem Wege erreicht worden ist, fällt also das Arbeitsoptimum bei nur kurzdauernder einmaliger Arbeitsleistung mit dem bei längerdauernder, oft wiederholter Beanspruchung zusammen, und alles dort über Tempo, Form und Weite der Bewegung sowie über Belastung und Versteifung Ausgeführte gilt demnach auch hier. Anders dagegen, wenn das Maximum des Wirkungsgrades durch eine möglichste Ausschaltung der Leerbewegungen erreicht worden ist (ATZLER[2]); denn durch die Leerbewegung werden Erholungspausen zwischen die einzelne Arbeitsbewegung eingeschaltet, und deren völlige Ausschaltung muß sich auf die Dauer für den Arbeitenden ungünstig bemerkbar machen. Das ist von großer praktischer Wichtigkeit, da ja in vielen modernen Rationalisierungsbestrebungen und nicht zuletzt beim Taylorsystem besonderer Wert auf möglichste Ausschaltung aller Leerbewegungen gelegt wird. Hier fallen

[1] DURIG, A.: Die Theorie der Ermüdung und die Ermüdung im praktischen Betrieb. Atzlers Handb. d. Arbeitsphysiologie.

[2] ATZLER: Physiologische Rationalisierung. Atzlers Handb. d. Arbeitsphysiologie.

die beiden Optima demnach nicht zusammen; d. h. hier haben wir einen Fall, in welchem die Beurteilung des praktisch wohl fast stets nur in Frage kommenden Optimums längerdauernder Arbeitsleistung lediglich nach dem Wirkungsgrade der Arbeit versagt. Im allgemeinen dürfte jedoch nach dem oben Ausgeführten die arbeitsphysiologisch besonders bevorzugte Beurteilung des Optimums lediglich nach dem Wirkungsgrade auch bei langdauernden Arbeitsleistungen zu richtigen Ergebnissen führen.

Im übrigen dürfte auch vieles von dem, was über die Grundlagen zur Erzielung eines längerdauernden Arbeitsmaximums ausgeführt worden ist, ebenso für das Arbeitsoptimum hierbei gelten. Handelt es sich doch auch zur Erzielung eines Maximums im wesentlichen darum, die Ermüdung möglichst hintanzuhalten. Das S. 612ff. über den Einfluß der Frequenz der Wiederholung und über den der Belastung Gesagte dürfte demnach auch hier gelten.

Schließlich ist hier noch die im Laufe der Jahre allmählich eintretende Stärke der Abnutzung bzw. die dadurch bedingte Leistungsverminderung der arbeitenden Gewebe zu berücksichtigen. Auch hierüber wissen wir bisher noch sehr wenig Sicheres. Statistisch hat sich, wie schon bei der statischen Arbeit besprochen, ergeben, daß die Abnützung um so stärker ist, je schwerer die geleistete Arbeit ist, d. h. je stärker die aufgebrachten Muskelanstrengungen sind. In derselben Richtung weisen dann noch die durch BAETZNER[1] und HEISS[2] bei Rekordsportlern, die ja ebenfalls maximale Anspannung aufzubringen haben, röntgenologisch häufig feststellbaren schweren Gewebsschädigungen.

Der Umstand, daß dies, besonders bei einseitiger sportlicher Beanspruchung, der Fall ist, weist auf einen letzten Punkt hin, der für ein Arbeitsoptimum bei langdauernder Betätigung von Wichtigkeit ist, nämlich auf die Vermeidung einer zu einförmigen, immer nur dieselben Muskelpartien ergreifenden lokalen Beanspruchung. Solche durch Rationalisierung erreichte rein lokale Betätigung mag vom Standpunkte des Energieverbrauches aus äußerst ökonomisch erscheinen, vom Standpunkte der Erhaltung der Leistungsfähigkeit aus ist sie es, nach allem was wir wissen, nicht (DURIG[3]). Abgesehen davon, daß die Gefahr besonders schwerer lokaler Abnützung hier an und für sich schon droht, wird sie noch weiter dadurch vergrößert, daß bei solch lokaler Beanspruchung die Allgemeinermüdung fortfällt, die uns gewöhnlich davor schützt, das letzte aus den Muskeln herauszuholen. Schließlich ist es, worauf ATZLER[4] hinweist, und was besonders eindeutig aus Untersuchungen von VERNON[5] hervorgeht, für die Blutzirkulation günstig, wenn man eine tätige Muskelgruppe des öfteren durch eine andere ablöst (vgl. Beitrag SIMONSON: „Arbeitsphysiologie").

a) Maximale Kraftentwicklung.

Von speziellen Anforderungen kommt nicht selten diejenige einer maximalen Kraftentwicklung in Frage. Hier haben neuere messende Untersuchungen von BETHE und FISCHER[6] gezeigt, daß es wahrscheinlich nicht so sehr auf die ab-

[1] BAETZNER, W.: Wie stellt sich der Bewegungsapparat zur Höchstleistung. Leibesübgn **1929**, S. 107.

[2] HEISS: Sportnutzen — Sportschaden. Leibesübgn **1929**, S. 112.

[3] DURIG, A.: Energiewechsel. Übersichtsreferat. Jber. Physiol. **5** I, 234 (1926).

[4] ATZLER: Handb. d. Arbeitsphysiol., S. 486.

[5] VERNON: The influence of rest pauses and changes of posture on the capacity for muscular work. Industrial fatigue research board Report **29** (1924). V. gibt darinnen auch ein auffälliges Beispiel für den ungünstigen Einfluß völliger Ausschaltung von Leerbewegungen.

[6] BETHE u. FISCHER: Kraftmessungen an Teilnehmern der Olympiade in Amsterdam (August 1928). Arb.physiol. **1**, 600 (1929).

solute Größe der rohen Kraft ankommt, als vielmehr auf eine möglichst geschickte Verwendung der vorhandenen Kraft. Wenigstens haben die Messungen ergeben, daß Leute, die besonderer sportlicher Rekordleistungen im Heben, Stemmen u. dgl. fähig waren, nicht mehr rohe Kraft entwickeln konnten als Leute mit nur guten Durchschnittsleistungen. Damit verliert das Problem der maximalen Entwicklung roher Kraft arbeitsphysiologisch stark an Interesse.

Bemerkenswert ist nur noch, daß im Gegensatz zur statischen Arbeit (S. 594) unter dynamischen Verhältnissen die entwickelte Maximalkraft die Festigkeit der Gewebe nicht selten bedroht. Zumal Schnellkraftübungen sind hier gefährlich, und die Mehrzahl der schon erwähnten röntgenologischen feststellbaren Abnutzungserscheinungen sind bei solchen Schnellkraftbeanspruchungen beobachtet (z. B. Speerwerfen, Kugelstoßen). Damit steht in Übereinstimmung, daß der Ruhmesbahn der meisten Rekordläufer, Springer, Fußballspieler usw. durch wiederholte Muskel- oder Sehnenrisse ein Ende bereitet zu werden pflegt.

b) Maximale Dauer.

Aus der Erörterung, unter welchen Umständen es bei längerer Beanspruchung zu einem Arbeitsmaximum kommt, geht schon hervor, welche Bedingungen erfüllt sein müssen, wenn eine dynamische Arbeit möglichst lange fortgesetzt werden soll. Es sind dies, einmal eine geringe Belastung, d. h. eine wenig kräftige Muskelanspannung, und zweitens eine geringe Frequenz der Beanspruchung der einzelnen Muskeln. Ersteres ist erforderlich, um die mit der Spannungsentwicklung verbundenen sensiblen Reizerscheinungen kleinzuhalten, so daß sie sich erst möglichst spät zu einem unerträglichen Grade summieren. Das zweite Moment schafft die günstigsten Bedingungen, um die objektive Ermüdung hintanzuhalten.

Daneben ist drittens noch von ganz besonderer Bedeutung, ob die Bewegung unter ständiger bewußter Kontrolle ausgeführt werden muß, oder ob sie mehr oder minder automatisch, unbewußt abläuft. Je mehr letzteres der Fall ist, desto größer ist unter sonst gleichen Bedingungen die mögliche Dauer. Da sich, wenigstens bei normalen Menschen, grobe objektive Unterschiede zwischen bewußter und unbewußter Ausführung einer Bewegung nicht nachweisen lassen, so weist dies darauf hin, daß ebenso wie bei der statischen Arbeit (S. 596ff.), so auch bei der dynamischen das subjektive Ermüdungsgefühl, welches unmittelbar die Aufgabe der Arbeit veranlaßt, der objektiven Erschöpfung voranzugehen pflegt, so daß es verständlich ist, wieso bei jeder Ablenkung der Aufmerksamkeit von demselben die objektive Leistung viel weiter getrieben werden kann.

c) Maximale Schnelligkeit.

Die Forderung maximaler Schnelligkeitsentwicklung kann in zweierlei Form an uns herantreten. Erstens in der Form, eines oder einige unserer Glieder bei im übrigen ruhigem Körper möglichst schnell zu bewegen, und zweitens in derjenigen, durch eine möglichst schnelle Bewegung unserer Beine unseren ganzen Körper mit maximaler Geschwindigkeit vorwärtszubewegen.

Was zunächst den ersten Fall, die *möglichst schnelle Bewegung eines Gliedes*, anbetrifft, so scheinen hier keine großen individuellen Unterschiede zu bestehen. Sowohl v. Kries[1] als auch Raif[2] betonen, daß, wenigstens bei einer kurzen Folge rhythmisch wiederholter Fingerbewegungen bzw. Handbewegungen, die Maximalfrequenz (10—11 pro Sekunde) bei geübten Klavierspielern nicht viel höher ist

[1] v. Kries: Zur Kenntnis der willkürlichen Muskeltätigkeit. Arch. f. Physiol. **1886**. Suppl. S. 1.

[2] Raif: Über Fingerfertigkeit beim Klavierspiel. Z. Psychol. **24**, 352 (1900).

als bei ungeübten. Für Beinbewegungen (Treten am Fahrradergometer) kommt Dickinson[1] zu dem gleichen Resultate, daß für alle von ihr untersuchten Personen die Maximalfrequenz dieselbe ist. Damit stimmt überein, daß nach Tigerstedt und Kivikanervo[2] bei längere Zeit fortgesetzten Bemühungen, eine Handkurbel maximal schnell zu drehen, ein Übungsgewinn von nur 20—25% zu erzielen war, während vergleichsweise in bezug auf maximale Kraftentwicklung von Peder[3] ein solcher von mindestens 600% erzielt worden ist. Dazu kommt noch, daß die Maximalgeschwindigkeit schon recht bald, am 9. Übungstag, erreicht war. Die obere Schnelligkeitsgrenze scheint demnach durch Faktoren bedingt zu sein, welche individuellen Schwankungen wenig ausgesetzt sind. Von solchen kommt, wie schon S. 606 ausgeführt, nach der Hillschen Auffassung die Viscosität der Muskeln in Frage, und in den auf dieser Vorstellung aufgebauten Hillschen Formeln (S. 606) ist ja immer die kürzeste Zeit bzw. die größte Geschwindigkeit enthalten, welche man bei der betreffenden Bewegung erreichen können soll. Diese stets nur errechnete, nie direkt bestimmte kürzeste Zeit soll z. B. nach Lupton[4] für eine maximale Beugebewegung im Ellbogengelenk 0,26 Sekunden betragen. Bei mehrfacher direkter Messung fand ich jedoch für mich selbst die Möglichkeit, dieselbe Bewegung in nur 0,15—0,145 Sekunden auszuführen, für eine andere Person gar in nur 0,115—0,12 Sekunden. Das ist aber nur etwa halb so lang, wie die von Lupton errechnete Minimalzeit; ein derartig großer Unterschied läßt sich nach dem eben Ausgeführten nicht als individuelle Schwankung erklären, sondern es muß ein anderer Grund für die Divergenz vorhanden sein. Dieser ergibt sich daraus, daß, wie schon v. Kries[5] bekannt, solche kürzesten Zeiten nicht bei einer von der Ruhe aus einsetzenden Bewegung erreicht werden, sondern bei Hin- und Herbewegungen. So sind auch die obigen kürzesten Zeiten für eine maximale Beugung im Ellbogengelenk aus einer mehrfach wiederholten Hin- und Herbewegung zwischen einer maximalen Streck- und einer maximalen Beugestellung gewonnen, während der Luptonschen Berechnung eine einmalige Bewegungsausführung zugrunde liegt.

Die Erklärung hierfür bilden die Aktionsstrombilder der Muskeln. Da ergibt sich nämlich, daß es uns nicht möglich ist, einen ruhenden oder nur wenig tätigen Muskel plötzlich maximal zu innervieren. Man sieht, daß die der Innervationsstärke weitgehend parallelgehende Größe der Aktionsströme nicht gleich eine maximale wird, sondern daß einige Hundertstelsekunden vergehen, bis dies der Fall ist; außerdem bleiben sie bei solchen möglichst schnell ausgeführten Einzelbewegungen nur kurze Zeit maximal groß, um rasch wieder kleiner zu werden. Bei mit maximaler Frequenz ausgeführten Hinundherbewegungen hingegen setzen die Ströme plötzlich mit ziemlich der vollen Größe ein, bleiben, von kleinen Schwankungen abgesehen, während der ganzen Aktionsstromperiode gleich groß und setzen gegen deren Ende ebenso plötzlich wieder aus (vgl. Abb. 239 und 240 auf S. 628).

Daraufhin kommt man zu der Vorstellung, daß bei Einzelbewegungen, ganz abgesehen von der etwaigen Bedeutung der Viscosität, schon darum die uns überhaupt mögliche meximale Schnelligkeit nicht erreicht werden kann, weil wir unter diesen Umständen unsere Muskeln nicht, wie hierzu erforderlich, plötzlich maximal innervieren können. Das ist uns nur möglich bei Hin- und Her-

[1] Dickinson: The dynamics of bicycle pedalling. Proc. roy. Soc. Lond. **103**, 225 (1928).
[2] Tigerstedt u. Kivikanervo: Zur Kenntnis der Einwirkung der Übung auf die Bewegungsgeschwindigkeit. Pflügers Arch. **201**, 193 (1923).
[3] Peder: Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.) **27**, 315 (1912).
[4] Lupton: J. of Physiol. **57**, 337 (1923).
[5] v. Kries: Arch. f. Physiol. **1886**, Suppl. S. 1.

bewegungen in Form eines Erregungsrückschlages gegen die vorangehende kräftige Innervation der antagonistischen Muskeln. Wenn man die Aktionsströme registriert, während eine Hin- und Herbewegung erst langsam, dann immer schneller ausgeführt wird, kommt man zu der gleichen Auffassung, daß die Maximalfrequenz, welche ein Individuum erreichen kann, davon abhängt, wieweit es fähig ist, seine antagonistischen Muskeln möglichst schnell hintereinander momentan maximal zu kontrahieren und ebenso momentan, um die Wirkung des Gegenmuskels nicht zu behindern, wieder erschlaffen zu lassen. Gerade das letztere, die völlige Wiedererschlaffung, ist von großer Bedeutung; denn man sieht bei nicht wenigen Personen die Ströme nicht völlig wieder verschwinden, sondern sehr bald eine allgemeine Dauerinnervation, Verkrampfung der Muskeln, eintreten, die einer weiteren Steigerung der Frequenz vorzeitig ein Ende bereitet. Jeder Musiker, für den ja die Fähigkeit ,jederzeit derartige schnellste Bewegungen ausführen zu können, eine große Rolle spielt, kennt die Gefahr, die durch eine Verkrampfung der Muskeln droht. Die individuelle Disposition hierzu scheint sehr verschieden zu sein. Geeignete Lockerheitsübungen scheinen sie weitgehend hintanzuhalten, wenn der Krampf mit der Ermüdung auf die Dauer auch bei jedem Menschen eintreten dürfte. Ohne die Verkrampfung scheint jedoch allen Menschen eine annähernd gleiche Maximalfrequenz der Bewegung möglich zu sein, die unter den günstigsten Bedingungen für kurze Zeit 10—11 Bewegungen pro Sekunde erreichen evtl. sogar ganz wenig überschreiten kann. Da auch in den vielen Fällen, in denen es normalerweise oder pathologisch zu unwillkürlichen Zittererscheinungen kommt, diese Frequenz nicht überschritten wird, so scheint 10—11 pro Sekunde die absolute Grenze dessen zu sein, was unser zentralnervöser Apparat an schnell abwechselnder Agonisten- und Antagonisteninnervation zu leisten vermag.

Nach dieser Auffassung wäre also die maximale Schnelligkeit unserer Bewegungen nicht durch Eigenschaften des Muskels, etwa durch seine Viscosität, bedingt, sondern durch die Eigenschaften bzw. die Leistungsfähigkeit unseres Zentralnervensystems. Von dieser Auffassung aus wird die bekannte große Bedeutung einer ausgiebigen Ausholbewegung für die Erzielung maximal schneller Wurf- oder Stoßbewegungen verständlich. Hiernach dürfte diese nicht allein, wie man bisher meinte, darauf beruhen, daß durch das Ausholen die Muskeln der Hauptbewegung gedehnt werden und in diesem Zustande mehr Kraft entwickeln können. Wenn das der Hauptgrund wäre, dann müßte man denselben Effekt erzielen können, wenn man aus einer Ausholstellung heraus den Stoß oder Wurf ausführte. Das ist aber nicht der Fall, sondern um maximale Leistung zu erzielen, ist eine Ausholbewegung erforderlich, an die sich die Hauptbewegung als Rückschlag unmittelbar anschließt. Also hier wieder dasselbe, daß wir nur im Rückschlage zu einer starken antagonistischen Gegeninnervation einer plötzlichen maximalen Muskelinnervation fähig sind.

Der zweite Fall, die *möglichst schnelle Fortbewegung unseres ganzen Körpers im Raum*, ist bisher lediglich von Hill und seinen Schülern eingehend behandelt worden. Furusawa, Hill und Parkinson[1] betonen, daß die S. 606 zitierte Formel

$$A = A_0\left(1 - \frac{v}{c}\right)$$

lediglich unter der Bedingung gilt, daß eine bestimmte Menge äußerer Arbeit zu leisten ist. Das trifft aber nach ihrer Ansicht beim Gehen und Laufen auf ebenem Boden nicht zu, sondern hier wird praktisch die ganze entwickelte

[1] Furusawa, Hill u. Parkinson: The "dynamics" of sprint running. Proc. roy. Soc. Lond. B **102**, 29 (1927).

mechanische Energie dazu verbraucht, den Reibungswiderstand des Körpers selbst, speziell die „Viscosität" der Muskeln zu überwinden. Die Arbeit besteht hier darin, bei den alternierenden Bewegungen der Glieder kinetische Energie zu bilden und wieder zu vernichten. Da die kinetische Energie dem Quadrate der Geschwindigkeit proportional ist, muß bei einem Lauf mit der Geschwindigkeit v, die pro Meter zu liefernde mechanische Energie v^2 proportional sein, und ferner muß, da die Zahl der pro Sekunde durchlaufenden Meter proportional v ist, der totale Energieverbrauch pro Sekunde v^3 proportional sein. In Wirklichkeit muß er noch stärker wachsen, da er, wie die Verfasser weiter entwickeln, noch dem Faktor $\left(1 - \frac{v}{c}\right)$ umgekehrt proportional ist. Tatsächlich fand SARGENT[1], daß bei einem Kurzstreckenlauf der Sauerstoffverbrauch für die gesamte durchlaufene Strecke mit der 2,8. Potenz der Geschwindigkeit ansteigt, der Verbrauch pro Zeiteinheit gar mit der 3,8. Potent (Abb. 241).

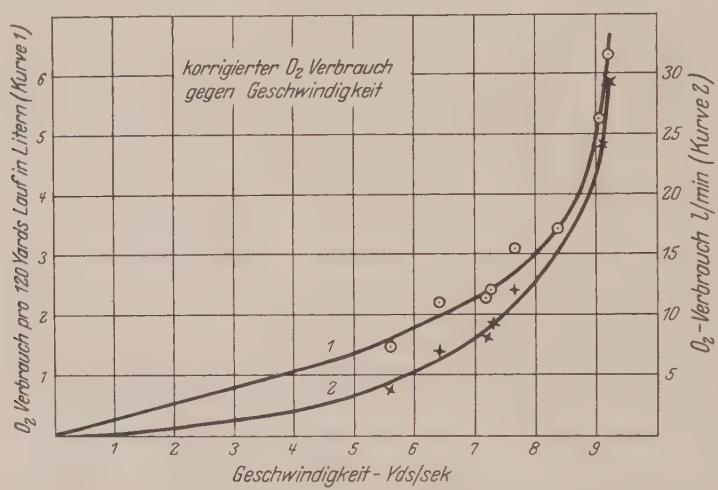


Abb. 241. Zunahme des Sauerstoffverbrauches bei einem Kurzstreckenlauf verschiedener Geschwindigkeit. Kurve I der Verbrauch für die gesamte durchlaufene Strecke; Kurve II der Verbrauch pro Zeiteinheit. (Nach SARGENT.)

Eine weitere Berechnung ergibt, daß die von den Läufern bei maximaler Geschwindigkeit entwickelte vorwärtstreibende Kraft zwischen 0,51 und 0,92 ihres Körpergewichts beträgt. Wenn 100 Yards (ca. 90 m) in 10 Sekunden durchlaufen werden, so werden 7,4 PS entwickelt. Ja bei einem Rekordläufer, der 11,46 Yards pro Sekunde bewältigte, ergab die Berechnung sogar 8,5 PS.

Des weiteren wird von FURUSAWA, HILL und PARKINSON unter der Annahme, daß die vorwärtstreibende Kraft konstant ist und der Widerstand lediglich durch die Viscosität gebildet wird[2], die proportional v wächst, eine Formel abgeleitet, wonach (gleich dem Fallen eines Regentropfens durch die Luft) die Geschwindigkeit eines mit maximaler Anstrengung laufenden Mannes gemäß einer Exponentialkurve zunimmt, um dann gleich zu bleiben, bis Ermüdung eintritt. Die experimentelle Prüfung ergab, daß bei einer größeren Anzahl guter Läufer, wenn sie maximale Laufgeschwindigkeit anstrebten, diese sich tatsäch-

[1] SARGENT: The relation between oxygen requirement and speed in running. Proc. roy. Soc. Lond. B **100**, 10 (1926).

[2] Der Luftwiderstand kann nach HILL [Proc. roy. Soc. Lond. B **102**, 380 (1927)] vernachlässigt werden.

lich ganz der theoretischen Formel entsprechend entwickelte. Diese ganze Hillsche Auffassung, daß es ein innerer Widerstand ist, welcher die maximale Geschwindigkeit der Vorwärtsbewegung begrenzt, wird schließlich nach Best und Partridge[1] noch dadurch gestützt, daß Zufügung eines äußeren Widerstandes die maximale Geschwindigkeit nach der von Furusawa, Hill und Parkinson entwickelten Formel abnehmen läßt.

Die bestmögliche Erfüllung bestimmter qualitativer Geschicklichkeitsforderungen an die Bewegungsausführung.

Die mehr oder minder vollkommene Anpassung der Ausführung einer Bewegung an die an sie gestellten Anforderungen wird als ihre Koordination bezeichnet (O. Foerster[2], Wachholder[3]). Dabei ist es für die Anwendung des Koordinationsbegriffes nebensächlich, ob diese Anpassung bewußt oder unbewußt, willkürlich oder unwillkürlich erfolgt. So gefaßt, ist der Koordinationsbegriff auf den gesamten Komplex von Vorgängen, den wir als „willkürliche" Bewegung zu bezeichnen pflegen, anwendbar, d. h. nicht nur auf deren klar bewußt ausgeführten Anteil, sondern auch auf den bei einigermaßen geübten Bewegungen weit überwiegenden reflektorischen, automatischen Anteil.

Bei der im vorangehenden schon mehrfach erörterten mannigfachen Abhängigkeit der Bewegungsausführungen von den verschiedensten inneren und äußeren Faktoren ist es verständlich, daß selbst bei den einfachsten Bewegungsformen der vollkommenen Koordination Grenzen gesetzt sind, daß selbst einfache Anforderungen nur unter bestimmten Bedingungen restlos erfüllt werden können[4].

Zunächst ist der Koordinationsfähigkeit schon rein psychisch eine Grenze gesetzt durch die Enge des Bewußtseins, derzufolge wir uns stets nur auf eine einzige Anforderung zu konzentrieren vermögen, und das um so einseitiger, je ausgesprochener, hochgespannter die betreffende Anforderung ist. So erklärt es sich, daß wenn die Bewegung gleichzeitig mehreren Anforderungen entsprechen soll, nicht eine Form der Ausführung gewählt zu werden pflegt, bei der alle Anforderungen möglichst gleichmäßig berücksichtigt werden und sämtliche, wenn auch nicht vollkommen, so doch wenigstens annähernd erfüllt werden können, sondern daß aus dem Komplex von Anforderungen stets eine einzige herausgegriffen und restlos erfüllt wird, die anderen Anforderungen dagegen vollkommen vernachlässigt werden. Soll z. B. eine Zielbewegung ausgeführt werden, die zugleich locker und gleichmäßig ist, so ist die resultierende Bewegung entweder ganz locker und ruhig ausgeführt, aber keine Zielbewegung, oder sie ist — und dies ist die Regel — eine gute Zielbewegung, aber ungleichmäßig in Absätzen ausgeführt. Dabei sind es zwei Anforderungen, welche von allen Personen in erster Linie befriedigt zu werden pflegen, nämlich die Erreichung und Einhaltung eines bestimmten Umfanges der Bewegung, eines Zieles und die Erreichung einer bestimmten Geschwindigkeit. Demgegenüber treten Lockerhalt und Gleichmäßigkeit der Bewegung für gewöhnlich vollständig zurück, und es bedarf eines besonderen Hinweises und einer besonderen Übung, wenn die Bewegung vornehmlich in Hinsicht auf diese beiden Anforderungen koordiniert sein soll[5].

[1] Best u. Partridge: The equation of motion of a runner exerting a maximal effort. Proc. roy. Soc. Lond. B **103**, 218 (1928).

[2] Foerster, O.: Die Physiologie und Pathologie der Koordination. Jena: Fischer 1902.

[3] Wachholder, K.: Erg. Physiol. **26**, 568 (1928).

[4] Wachholder, K.: Erg. Physiol. **26**, 693ff. (1928).

[5] Siehe auch Kapralik: Der Einfluß der Geschwindigkeit als Haupt- und als Nebenaufgabe auf die Leistung. Pflüg. Arch. **203**, 110 (1924).

Wenn sich somit die an die Ausführung unserer Bewegungen gestellten Anforderungen praktisch immer nur auf eine einzige reduzieren, so sind auch hier noch der Koordinationsfähigkeit Grenzen gesetzt, und zwar durch die Eigenart unseres physiologischen Bewegungsmechanismus, vor allem durch Eigenart der Funktionsweise unseres Zentralnervensystems.

Das tritt besonders stark hervor, wenn es sich darum handelt, eine möglichst gleichmäßige Bewegung auszuführen, d. h. eine solche mit möglichst wenig schwankender Geschwindigkeit und Richtung. Da zeigt sich nämlich, daß das nur möglich ist bei mittelschnellen und schnellen Bewegungen, die unter der Wirkung eines kurzen einmaligen Innervationsstoßes aktiv in Gang gesetzt werden und im übrigen dann unter dem Zusammenwirken von Trägheitskräften, Elastizitätskräften und der Schwerkraft rein passiv weiterlaufen. Bei allen langsamen Bewegungen, bei denen die Ausführung unter andauernder aktiver Kontraktion der Muskeln vor sich geht, stört die Gleichmäßigkeit dagegen sowohl der intermittierende Charakter der zentralen Innervation jedes einzelnen Muskels, als auch die S. 627 erörterte Tendenz zu rhythmisch abwechselnder Innervation der Agonisten und Antagonisten. Dadurch kommt es bei allen langsamen Bewegungen zu mehr oder minder deutlichen kleinen Hin- und Herschwankungen, und dies um so stärker, je weniger locker die Bewegungen ausgeführt werden[1] (Abb. 239). Es ist verständlich, daß diese bei Bewegungen der Finger am gröbsten sind, da hier die bewegten Massen zu klein sind, um die Stöße genügend zu dämpfen. Soll die Bewegung mit den Fingern ausgeführt werden und trotzdem vollkommen gleichmäßig sein, so muß durch Mitbewegung äußerer Massen oder einfacher durch Reibung genügende Dämpfung erstrebt werden.

Von diesen kleinen Schwankungen sind zu unterscheiden grobe Stufenbildungen, die besonders zu Anfang und zu Ende einer Bewegung häufig sind; zumal wenn es sich um Zielbewegungen handelt. Sie beruhen, wie die Aktionsstromanalyse ergibt, darauf, daß solche langsamen Bewegungen nur sehr selten infolge eines einzigen Innervationsimpulses vollkommen durchgeführt werden, sondern daß meist weitere Impulse, den ersten nachkorrigierend, eingreifen. Auf diese Nachkorrektion hat Woodworth[2] schon hingewiesen. Diese groben Stufen sind, im Gegensatze zu den kleinen Schwankungen, von der bewegten Masse und der Reibung weitgehend unabhängig und darum bei Bewegungen der ganzen Extremitäten und des Rumpfes ebenso vorhanden wie bei Bewegungen nur der Finger. Sie lassen sich aber ebenso wie die kleinen Schwankungen dadurch vermeiden, daß die Bewegung so schnell ausgeführt wird, daß nur ein einmaliger Innervationsstoß vorhanden ist.

G. Lehmann[3] sieht in der Frequenz der Geschwindigkeitsschwankungen ein Maß für die Reizschwelle des bewegungsregulierenden Zentrums und glaubt, daß sich hier individuelle Verschiedenheiten finden lassen, welche zur manuellen Geschicklichkeit des Betreffenden in Beziehung stehen. Die von Lehmann in Aussicht gestellte Absicht, auf diesem Wege eine Untersuchungsmethode zur physiologischen Eignungsprüfung auszubauen, ist jedoch noch nicht ausgeführt worden.

Für eine zweite in Frage kommende Anforderung, nämlich die einer Bewegungsausführung von ganz bestimmtem Umfange bzw. für die Aufgabe der

[1] Wachholder, K.: Der Verlauf und die Koordination einfacher willkürlicher Einzelbewegungen. Pflügers Arch. **209**, 218 (1925).

[2] Woodworth: Le mouvement. Paris: O'Doin 1903.

[3] Lehmann, G.: Über den Mechanismus der Willkürbewegungen. Arb.physiol. **1**, 1 (1928). S. auch Atzler: Probleme und Aufgaben der Arbeitsphysiologie. Erg. Physiol. **27**, 768 ff. (1928).

exakten Erreichung und Beibehaltung eines ganz bestimmten Zieles, sind hinwiederum größere Geschwindigkeiten unzweckmäßig. Das prompte Abbremsen und Zumstillstandbringen ist nur bei Bewegungen möglich, die so langsam sind, daß man die als Agonisten wirkenden Muskeln dauernd tätig findet. Deren Innervation braucht dann nur nachzulassen, und die Bewegung steht, da nennenswerte Trägheitskräfte nicht entwickelt worden sind, alsbald still. Anders bei größeren Geschwindigkeiten; hier sieht man die Bewegung niemals glatt zum Stillstand kommen, sondern erst nach einer mehr oder minder umfangreichen Rückbewegung. Für diese sind verantwortlich zu machen: 1. die Elastizitätskräfte der durch die Bewegung gedehnten antagonistischen Muskeln, und 2. die schon mehrfach erwähnte Tendenz unseres Zentralnervensystems zu rhythmisch alternierender Erregung antagonistischer Muskelgruppen. Der elastische Rückschlag fehlt, nach WACHHOLDER und ALTENBURGER[1], bei langsamen Bewegungen deshalb, weil wir nur, wenn uns eine Sekunde und mehr Zeit gelassen wird, imstande sind, die elastische Ruhelage unserer Glieder dem Wechsel der Gliedstellung anzupassen. Daß auch der Erregungsrückschlag nur bei schnelleren Bewegungen vorhanden ist, beruht anscheinend darauf, daß, um ihn auszulösen, der Agonist mit einer gewissen Plötzlichkeit erregt sein muß, was bei langsamen Bewegungen nicht der Fall ist.

Dieser Rückschlag kann durch gleichzeitige willkürliche Versteifung des Gelenkes zwar nicht völlig unterdrückt, aber doch so weitgehend gedämpft werden, daß man dann noch bei recht beträchtlichen Geschwindigkeiten ziemlich gute Zielbewegungen ausführen kann (WACHHOLDER[2]).

Kommt es nicht darauf an, das durch die Bewegung erreichte Ziel weiter streng beizubehalten, sondern soll es nur mit einer bestimmten Stärke im Anschlag getroffen werden, dann stört der Rückschlag nicht. Im Gegenteil, er kann zur Rückführung des Gliedes in die Ausgangsstellung und somit zur Vorbereitung für eine Wiederholung der Bewegung zweckmäßig ausgenützt werden. In dieser Form als einheitliche schnelle Hinundrückbewegung können, einmal eingeübt, ohne weitere optische Kontrolle sehr zielsichere Anschlagsbewegungen ausgeführt werden und ebenso sichere flüssige Hinundherbewegungen zwischen zwei Zielen. Nach noch unveröffentlichten eigenen Versuchen ist die Zielsicherheit, wenn die optische Kontrolle ausgeschlossen ist, bei schnellen Bewegungen mindestens ebensogroß wie bei ganz langsamen, unter dauernder Muskelanspannung ausgeführten Bewegungen. Das heißt, wir müssen imstande sein, außerordentlich fein diejenige Stärke der Muskelspannung (oder der Innervation?) abzuschätzen, welche gerade soviel Trägheitskräfte entwickelt, daß das Ziel mit der gewünschten Stärke eben erreicht wird. In guter Übereinstimmung hiermit hat die Untersuchung der sensiblen Seite der Bewegungsausführung durch v. FREY[3] ergeben, daß die Empfindungen der entwickelten Muskelspannungen hierbei eine Hauptrolle spielen und daß deren Unterschiedsschwelle ganz außerordentlich gering ist.

Die möglichst vollkommene Erfüllung noch anderer Anforderungen, etwa diejenige der Einhaltung einer bestimmten vorgeschriebenen Geschwindigkeit, ist wiederum nur unter ganz bestimmten anderen Bedingungen möglich, und zwar anscheinend am besten bei mittleren Geschwindigkeiten. Immer findet man also, daß es in erster Linie darum geht, daß eine jede Anforderung nur bei einer bestimmten Geschwindigkeit optimal erfüllt werden kann. Daneben ist

[1] WACHHOLDER u. ALTENBURGER: Pflügers Arch. **214**, 642 (1926).
[2] WACHHOLDER: Pflügers Arch. **209**, 218 (1925).
[3] v. FREY: Dies. Handb. **11** I, 120ff.; s. auch RENQUIST: Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.) **50**, 52 (1927); **51**, 157 (1927).

es meist noch vorteilhaft, wenn die Ausführung in der Form einer flüssigen Hin- und Herbewegung geschehen kann, und schließlich noch, aber durchaus nicht immer, wenn sie möglichst locker erfolgt.

Die weitere Frage, welche Bedingungen erfüllt sein müssen, damit die Bewegungen mehrerer Glieder, etwa diejenigen beider Arme oder diejenigen der Arme und Beine, sei es gleichzeitig, sei es hintereinander, unter möglichster gegenseitiger Koordination ausgeführt werden können, ist so gut wie noch gar nicht experimentell in Angriff genommen worden. Desgleichen sind die bekannten Erfahrungen, daß unter dem Einflusse verschiedener Schädigungen (Alkohol, Tabak, seelische Erregungen), vor allem aber unter dem Einflusse der Ermüdung die verschiedensten Koordinationsstörungen auftreten können, noch viel zu wenig auf die ihnen zugrundeliegenden tieferen physiologischen Ursachen erforscht, als daß diese Erscheinungen hier mit Erfolg näher erörtert werden könnten.

Psychologie der körperlichen Arbeit.

Von

Helmut von Bracken

Braunschweig.

Mit 17 Abbildungen.

Zusammenfassende Darstellungen.

Baumgarten, Franziska: Die Berufseignungsprüfungen. München u. Berlin 1928. — Bingham, W., and M. Freyd: Procedures in Employment Psychology. Chicago and New York 1926. — Bills, Arthur G.: Mental Work. Psychol. Bull. **26**, 499—526 (1929). — Bogen, Helmut: Psychologische Grundlegung der praktischen Berufsberatung. Langensalza 1927. — Burtt, H.: Employment Psychology. Cambridge (Mass.) 1926. — Christiaens, A. G.: Une Méthode d'Orientation Professionnelle. Bruxelles 1925. — Claparède, Ed.: L'Orientation Professionnelle. Genf 1922 — Comment Diagnostiquer les Aptitudes des Enfants. Paris 1925. — Drever, J.: The Psychology of Industry. London 1921. — Erismann, Th., u. Martha Moers: Psychologie der Berufsarbeit und der Berufsberatung. 2 Teile. Leipzig 1922. — Ermanski, J.: Theorie und Praxis der Rationalisierung. Wien-Berlin 1928. — Ewen, Bernard C.: Applied Psychology. New York 1923. — Fontègne, J.: L'Orientation Professionelle et la Détermination des Aptitudes. Neuchâtel et Paris 1921. — Giese, Fritz: Arbeits- und Berufspsychologie. Handb. d. Arbeitswissenschaft **5 I**. Halle 1928 — Handb. Psychotechnischer Eignungsprüfungen. Halle 1925 — Methoden der Wirtschaftspsychologie. Wien-Berlin 1927 — Psychologie der Arbeitshand. Berlin-Wien 1928 — Theorie der Psychotechnik. Braunschweig 1925. — Griffits, Charles H.: Fundamentals of Vocational Psychology. New York 1924. — Hische, W.: Das Eignungsprinzip. Halle 1926. — Hollingworth, H. L.: Vocational Psychology. New York and London 1916. — Kitson, Harry Dexter: The Psychology of Vocational Adjustement. London 1925. — Lahy, J.: La Sélection Psychophysiologique des Travailleurs. Paris 1927. — Link, H. C.: Education and Industry. New York 1923 — Employment Psychology. New York 1919. (Deutsch von Witte: Eignungspsychologie. München 1922.) — Lipmann, Otto: Arbeitswissenschaft. Jena 1926 — Psychologie der Berufe. In Kafka: Handb. d. vergleichenden Psychologie **2**, 459—508. München 1922 — Wirtschaftspsychologie und psychologische Berufsberatung. Leipzig 1918. — McGeoch, John A.: The Acquisition of Skill. Psychol. Bull. **26**, 457—498 (1929). — Moede, Walter: Die Experimentalpsychologie im Dienste des Wirtschaftslebens. Berlin 1919 — Lehrbuch der Psychotechnik. (Erscheint demnächst.) — Münsterberg, H.: Grundzüge der Psychotechnik, 3. Aufl. Leipzig 1928 — Psychologie und Wirtschaftsleben, 4. Aufl. Leipzig 1919. — Myers, Charles S.: Industrial Psychology in Great Britain. London and New York 1926 — Mind and Work. London 1920. — Muscio: Lectures on Industrial Psychology. New York 1920. — Poffenberger, A. T.: Applied Psychology. New York and London 1927. (Neue Ausgabe von Hollingworth and Poffenberger: Applied Psychology. New York 1917 and 1924.) — Poppelreuter: Allgemeine methodische Richtlinien der praktisch-psychologischen Begutachtung. Leipzig 1923 — Psychologische Berufsberatung. In Gottstein, Schlossmann u. Teleky: Handb. der sozialen Hygiene und Gesundheitsfürsorge **6**, 528ff. Berlin 1927. — Prak, J. L.: De Psychotechniek der Beroepskeuze. Groningen 1925. — Rationalisierung, Arbeitswissenschaft und Arbeiterschutz. Hrsgeg. v. d. Kammer f. Arbeiter und Angestellte in Wien, 2. Aufl. Wien 1928. — Riedel, Johannes, u. a.: Arbeitskunde. Leipzig und Berlin 1925. — Rupp, H.: Eignungsprüfungen. In Taschenbuch f. Betriebsingenieure, 2. Aufl. Berlin 1924. — Stern, William: Die differentielle Psychologie in ihren methodischen Grundlagen, 3. Aufl. Leipzig 1921. — Tead, O.: Instincts in Industry. London 1919. — Tramm, K. A.:

Psychotechnik und Taylorsystem. Berlin 1921. — VITELES, M. S.: Psychology in Industry. Psychol. Bull. 25, 309—340 (1928). — WALTHER, LÉON: La Technopsychologie du Travail Industriel. Paris et Neuchâtel 1926. — WATTS: An Introduction to the Psychological Problems of Industry. London 1921. (Deutsch von H. GROTE: Die psychologischen Probleme der Industrie. Berlin 1922.) — WEBER, WILHELM: Praktische Psychologie im Wirtschaftsleben 1927. — WOLDT, RICHARD: Die Lebenswelt des Industriearbeiters. Leipzig 1926.

Einleitung.

Die psychologische Erforschung der körperlichen Arbeit gehört nicht zu den ältesten Zweigen der psychologischen Wissenschaft. Ja, man könnte allen Ernstes die Frage stellen: Was hat die *Psychologie* überhaupt mit der *körperlichen* Arbeit zu tun?

Diese Frage hat in der Tat ihre Berechtigung, wenn man als „körperliche Arbeit" etwa nur Muskeltätigkeit ansieht. Wenn man aber den Begriff der körperlichen Arbeit zugrunde legt, der im *praktischen Leben* geprägt wurde, dann bekommt die Angelegenheit ein anderes Gesicht.

So betrachtet man z. B. in der Regel die Arbeit bei Ergographenversuchen auch dann, wenn sie nicht am isolierten Muskel erfolgt, als körperlich. An ihr sind aber zweifellos psychische Funktionen beteiligt, ja von diesen psychischen Funktionen hängt sogar ein großer Teil des Arbeitserfolges ab. W. MOEDE[1] beobachtete z. B.: „Wenn wir dem am Ergographen tätigen Manne etwa einen Wohlgeruch unter die Nase halten, so hebt sich die Kurve augenblicklich. Lassen wir ihn gleichzeitig kopfrechnen, so senkt sich die Leistung, und wir können den Störungswert der Rechenaufgabe in Kilogrammetern ausdrücken. Die Vorzeigung einer Tafel mit der Aufschrift ‚Erbsen mit Speck' zog in unseren militärischen Laboratorien meistens prompt Leistungssteigerungen nach sich, in welcher Richtung auch der Anblick irgendeiner eintretenden weiblichen Person wirkte."

Wir können feststellen, daß eine Psychologie der körperlichen Arbeit tatsächlich berechtigt ist: Sie hat die *psychischen Funktionen, die in der „körperlichen Arbeit" des praktischen Lebens eine Rolle spielen*, zu untersuchen. Sie ergänzt also die Arbeitsphysiologie; es liegt auf der Hand, daß sich bei arbeitsphysiologischen Versuchen oder bei der Übertragung arbeitsphysiologischer Forschungsergebnisse in die Praxis leicht Fehler einschleichen, wenn die beteiligten psychischen Funktionen nicht berücksichtigt werden.

Wenn wir somit den folgenden Erörterungen die Aufgabe gestellt haben, den psychischen Funktionen in der körperlichen Arbeit nachzugehen, dann dürfen wir uns keiner Täuschung darüber hingeben, daß die Abgrenzung unserer Aufgabe nicht gerade besonders scharf ist. Zunächst ist sehr schwer zu definieren, was man im praktischen Leben unter körperlicher Arbeit im Gegensatz zu geistiger Arbeit überhaupt versteht. Man kann körperliche und geistige Arbeit als Typen betrachten, die durch ein Überwiegen von Muskeltätigkeit bzw. psychischen Vorgängen gekennzeichnet werden.

ROLOFF[2] hat demgegenüber darauf hingewiesen, daß wir die Tätigkeit eines Schauspielers, der eine Rolle bis zur physischen Erschöpfung verkörpert, geistige Arbeit nennen, während wir einen kriegsbeschädigten Kranführer, der den ganzen Arbeitstag im Führerstuhl sitzt und nur ein paar leichte Schalthebel hin und wieder umlegt, als körperlichen Arbeiter bezeichnen. Er meint daher, die zur Erörterung stehende Unterscheidung gehe weniger von den erforderlichen Funktionen als von den *Arbeitsprodukten* aus. „Je nachdem das Arbeitsprodukt eine Struktur geistiger oder körperlicher Art ist, je nachdem es einen vorwiegend räumlich-physikalischen oder einen geistigen Sinnzusammenhang darstellt, sprechen wir von ‚körperlicher' oder ‚geistiger' Arbeit." (S. 134.) Wenn man dem ROLOFFschen Einteilungsgesichtspunkt aber konsequent folgen will, ist z. B. die Arbeit des Ingenieurs oder Architekten als körperlich anzusprechen, was dem Sprachgebrauch zweifellos zuwiderläuft, wenn man nicht Hilfskonstruktionen schaffen will, die der Klarheit der Unterscheidung schaden. Außerdem ist es wirklich die Frage, ob man die Arbeit des erwähnten Kranführers

[1] MOEDE, W.: Experimentalpsychologie im Dienste des Wirtschaftslebens, S. 54. Berlin 1919.

[2] ROLOFF: Über Eignung und Bewährung, S. 134/5. Leipzig 1928.

ohne weiteres als körperliche Arbeit bezeichnen kann; die Arbeit besteht ja nicht aus einem bloßen Umlegen von Schalthebeln, sondern erfordert Aufmerksamkeit und Überlegung oft in recht hohem Maße. Wenn sie trotzdem als körperliche Arbeit bezeichnet wird, so spielen vielleicht auch Wertungen mit, deren Berechtigung zweifelhaft sein kann.

Wir brauchen uns in unsrer Erörterung durch diese unaufgelöste Problematik aber nicht stören zu lassen. Mögen die Grenzen zwischen körperlicher und geistiger Arbeit fließend sein — es gibt so zahlreiche Fälle unzweifelhaft körperlicher Arbeit, daß wir den Grenzen nicht zu nahe zu kommen brauchen. Wir können das Grenzproblem auch deshalb auf sich beruhen lassen, weil es sich ja bei der Psychologie der körperlichen Arbeit nicht um eine selbständige Wissenschaft handelt, sondern nur um ein Teilgebiet, das man zur Wirtschaftspsychologie rechnen muß, die ihrerseits wieder zur angewandten Psychologie oder Psychotechnik (wenn wir unter dieser häufig unrichtig verwandten Bezeichnung im Sinne Münsterbergs eine Disziplin, zu der Erziehungs-, Gesundheits-, Rechts- und Gesellschaftspsychologie neben der Wirtschaftspsychologie gehören, verstehen) gezählt werden kann; man kann die Psychologie der körperlichen Arbeit auch als Teilgebiet der Arbeitswissenschaft auffassen. Zu all diesen Gebieten gehören Psychologie der körperlichen und der geistigen Arbeit gemeinsam; wenn hier die Psychologie der körperlichen Arbeit für sich behandelt wird, so hat das äußere Gründe, die in dem Charakter des vorliegenden Handbuchs liegen.

Unscharf ist nicht nur die Grenze zwischen körperlicher und geistiger Arbeit, sondern auch die Grenze zwischen Arbeitspsychologie und Arbeitsphysiologie. Das hat in der Vergangenheit dazu geführt, daß häufig dieselben Probleme von physiologischer und psychologischer Seite behandelt wurden. Eine einigermaßen befriedigende Erörterung des Grenzproblems würde aber hier zu weit führen; wir werden uns in diesem Beitrage möglichst auf diejenigen Fragen konzentrieren, deren psychologischer Charakter weniger umstritten ist, ohne allerdings damit ein Urteil über die Grenzen von Arbeitspsychologie und Arbeitsphysiologie abgeben zu wollen.

Besser als mit der Abgrenzung des Themas ist es glücklicherweise mit seiner *Bedeutung* bestellt. Nachdem die psychologischen Probleme der körperlichen Arbeit lange Zeit vollkommen vernachlässigt worden waren, sind in den letzten Jahrzehnten besonders vom Wirtschaftsleben her mächtige Impulse gekommen und haben die wissenschaftliche Erforschung zu einem starken Aufschwung geführt. Vor allem wurde die arbeitspsychologische Forschung stark in den Dienst der Lösung von zwei Aufgabengruppen gestellt: *Verbesserung der Zuordnung von Arbeiter und Arbeit* — Berufsberatung und Personalauswahl, dazu Eignungsfeststellung und Arbeitsanalyse; außerdem Eignungsverbesserung, also Anlernung und Ausbildung. Ferner zog man die Arbeitspsychologie zur *Verbesserung der Arbeitsprozesse selbst* heran. Wir unterscheiden demgemäß bei unsrer Darstellung 1. Arbeitsleistung und 2. Arbeitseignung.

Die Fülle des vorliegenden Materials ist allerdings so groß, daß im Rahmen dieses Handbuchbeitrages eine einigermaßen erschöpfende Darstellung vollkommen unmöglich ist; wir beschränken uns in erster Linie auf diejenigen Probleme, die für das *Wirtschaftsleben* wichtig sind, und erwähnen nur, daß die Psychologie der körperlichen Arbeit daneben interessante allgemein-pädagogische — „Arbeitsschule" — und psychotherapeutische — „Arbeitstherapie" — Fragestellungen aufweist[1]. Aber auch über die wirtschaftlichen Probleme kann keine vollständige Übersicht gegeben werden; wir müssen uns begnügen, Gesichtspunkte, Beispiele und Möglichkeiten zu zeigen. Das wird auch dem Charakter unseres Gebietes recht gut entsprechen, das ja weit mehr offene Probleme als befriedigende Lösungen zeigt.

[1] Auch die Anfänge einer Sportpsychologie werden nicht berührt.

I. Arbeitsleistung.

1. Methoden zur Erforschung der Arbeitsprozesse.

Die Methoden, die zur psychologischen Untersuchung von Arbeitsprozessen herangezogen werden, beruhen auf *Beobachtung, Experiment oder Statistik.* Im einzelnen haben sich folgende Verfahren herausgebildet:

Die Umfrage. Man kann zwei Formen unterscheiden, je nachdem die Antwort als *freie* Charakteristik erfolgen oder an bestimmte Fragen mehr oder weniger *gebunden* sein soll.

Meist wurde die gebundene Form bevorzugt. In großer Zahl hat man Fragelisten entworfen, die mit „ja" bzw. „nein", durch Unterstreichen o. ä. zu beantworten waren. So versandte O. Lipmann 1917ff. eine Liste mit 105 Fragen an Berufsverbände (Bergarbeiter, Bäcker, Tischler usw.). Es wurde gefragt, ob für eine tüchtige Berufsausübung eine Eigenschaft, z. B. die Unterscheidung rascher Geräusche, 1. unbedingt erforderlich, nur wünschenswert oder gleichgültig sei, 2. ob sie bei der Berufsausübung stets, manchmal oder nie in Frage komme, 3. ob sie durch die Berufsausübung in sehr hohem Grade, in geringerem Grade oder gar nicht entwickelt und vervollkommnet werde. Die Antworten zeigten bei den verschiedenen Berufen eine nicht erwartete Übereinstimmung. Als berufswichtig wurden immer wieder dieselben Eigenschaften bezeichnet, wie z. B. Handgeschicklichkeit, Schätzen kleinerer Abstände mit dem Auge, Dauerspannung der Aufmerksamkeit, Ergänzen von lückenhaften Eindrücken usw. Das Charakteristische der Anforderungen des einzelnen Berufes kam zu wenig heraus[1].

Auf einen anderen Mangel dieser Methode macht das Ergebnis eines kleinen Versuches aufmerksam, den W. Poppelreuter[2] einmal mit einem ähnlichen Fragebogen anstellte, der für einen Beruf beantwortet war. Er las die für den Beruf als erforderlich bezeichneten Eigenschaften einer Reihe recht urteilsfähiger Personen vor und fragte dann, für welchen Beruf diese Eigenschaften verlangt würden. „Durchweg wurden höhere Berufe genannt: ‚Chef einer Kunsthandlung', ja sogar ‚Kultusminister'. Was war es? Der Beruf des Herrenschneiders, auf den aber kein einziger gekommen war."

Man erkennt hier die Wirkung des Berufsehrgeizes, der ebenso wie Berufsabneigung des Befragten leicht zu unscharfen oder falschen Antworten führt. Gefahren liegen ferner in der Auflösung der Berufstätigkeit in einzelne Teiltätigkeiten, in der Formulierung der Fragen durch einen Berufsfremden und in der Gleichbewertung aller Angaben über einen Beruf, mögen sie nun von guten oder schlechten Beobachtern stammen. Einige dieser Mängel können allerdings durch scharfsinnige Handhabung zum Teil ausgeglichen werden, wie z. B. die Untersuchungen von Th. Erismann[3] oder H. de Man[4] zeigen.

Umfragen können nicht nur schriftlich, sondern auch mündlich veranstaltet werden. So ist eine „method of interviews" von Mary van Kleeck[5] ausgearbeitet worden. Diese Methode verspricht wegen ihrer größeren Beweglichkeit bei geschickter Anwendung gute Erfolge, wenn es gelingt, die Fehlerquellen der persönlichen Gleichung auszuschalten. Sie ist aber noch nicht in größerem Umfange benutzt worden. Dasselbe ist von der Methode der *freien Charakteristik* zu sagen.

[1] Vgl. O. Lipmann: Psychologie der Berufe. In Kafkas Handb. d. vergl. Psychologie **2**. München 1922.

[2] Poppelreuter: Richtlinien der prakt.-psychol. Begutachtung. Leipzig 1923.

[3] Erismann: Zum Problem der ländlichen Berufsberatung und Berufsauslese. Landw. Jb. **1925**, 825ff.

[4] de Man, H.: Der Kampf um die Arbeitsfreude. Jena 1927.

[5] v. Kleeck, M.: Procedure Followed in Studying the Industrial Representation. Plan of the Colorado Fuel and Iron Company. J. Personn. Res. **1925**, 151.

Andere statistische Verfahren. Arbeitspsychologischen Wert können auch *Betriebsstatistiken* über Produktion, Unfälle usw. bekommen. Bekannt sind allerdings die großen Fehlerquellen der Statistik. O. LIPMANN nennt hauptsächlich 1. mangelhafte Methode der Feststellung der zu verwendenden oder zu vergleichenden Zahlenwerte (z. B. Schätzungen an Stelle exakter Zählungen); 2. mangelhafte Methode der Zuordnung bzw. der Benennung der festgestellten Ziffern (z. B. die Menge der Produktion kann nicht immer ohne weiteres an dem Werte der verkauften Waren gemessen werden). Auch die Unfallhäufigkeit ist unter Umständen kein einwandfreier Maßbegriff und durch das Unfallrisiko zu ersetzen. Bei der Arbeitsdauer ist zwischen der nominellen und der effektiven zu unterscheiden usw. 3. Voreilige Zuordnung je *einer* Bedingung und *einer* Wirkung, wenn die ins Auge gefaßte Bedingung vielleicht gar nicht die einzige Bedingung der beobachteten Wirkung ist[1]. Trotz dieser Fehlerquellen sollte man Betriebsstatistiken nicht ganz als Erkenntnismittel verwerfen. Viele Probleme sind uns erst durch sie richtig erschlossen worden. Vorbedingung für die Benutzung ist natürlich stark kritische Einstellung. Wertvoll sind Erhebungsformulare. (Beispiel[2] bei LIPMANN[3]. — Über Vertiefung im Feldexperiment s. unten.)

Die Beobachtung. Wissenschaftlich kontrollierte Beobachtung kann so erfolgen, daß der Forscher a) selbst die Berufstätigkeit eine Zeitlang ausübt oder b) andere während der Arbeit beobachtet.

a) Die „*Selbstausübungsmethode*" (BAUMGARTEN) wurde vielfach angewandt und z. B. von I. SPIELREIN ausgebaut. Auf seine Anregung hin betraute man mehrere Psychologen mit der Untersuchung eines Berufes. Diese Psychologen wurden praktisch angelernt, wobei sie täglich ein Protokoll zu führen hatten, das folgende Momente enthielt: 1. Genaue Beschreibung der Arbeit vom verflossenen Tag. 2. Aufzählen der bei der Arbeit angetroffenen Schwierigkeiten. 3. Angaben über Erleichterung und Automatisierung im Vergleich mit den früheren Tagen. 4. Äußerungen über die berufliche Ermüdung. 5. Bemerkungen über die Technik des Anlernens und Bemerkungen allgemeiner Art. — Die Protokolle verschiedener Psychologen wurden dann verglichen[4].

Die Selbstausübungsmethode enthüllt manches, was der äußeren Beobachtung verborgen bleibt. Die subjektive Beanspruchung, die von objektiv ähnlichen Aufgaben erfordert wird, ist oft sehr verschieden, so z. B. beim Halbieren großer und kleiner Strecken[5]. Auch in die Dynamik der Aufmerksamkeit, der Arbeitsantriebe überhaupt dringen andere Verfahren schwer ein. Als Nachteil steht diesen Vorzügen gegenüber, was gegen die Introspektion als psychologische Methode — und es handelt sich ja hier eigentlich um nichts anderes — schon oft eingewandt worden ist; auf unsere Probleme angewandt z. B. der Umstand, daß der Psycholog, der einen Beruf einige Wochen oder einige Monate ausübt, eben Psycholog und nicht Arbeiter usw. ist. Seine Wahrnehmungen sind in einen ganz anderen Erlebnishintergrund eingebettet als die des richtiggehenden Berufstätigen. Ferner liegt die Gefahr nahe, daß man entweder den Beruf nicht

---

[1] LIPMANN: Arbeitswissenschaft, S. 45.

[2] *Beispiel*: In einer Gruppe von Arbeitern kommen auf 525 *Akkord- und Prämienlohnarbeiter* in einer bestimmten Zeit 16 Unfälle = **3,05** *v. H.*, auf 250 *Stundenlohnarbeiter* 16 Unfälle = **6,4** *v. H.* Besagt das etwas für die Beziehung von Akkordarbeit und Unfallhäufigkeit? *Nein*, denn die erste Teilgruppe ist sitzend mit Verpacken und Etikettieren beschäftigt, während die zweite Teilgruppe mit Handkarren und Kraftfahrzeugen Kisten usw. zu transportieren hat.

[3] LIPMANN: Arbeitswissenschaft, Jena 1926, S. 32ff.

[4] Vgl. BAUMGARTEN: Berufseignungsprüfungen, S. 118. München u. Berlin 1928.

[5] RUPP: Grundsätzliches zur Eignungsprüfung. Beih. z. Angew. Psychol. H. 29, 45.

richtig ausübt oder sich der Berufstätigkeit so weit hingibt, daß die Selbstbeobachtung darunter leidet. Unzweifelhaft lassen sich aber durch Schulung, Begabung und kollektives Arbeiten diese Fehlerquellen weitgehend ausschalten, so daß man diese Methode keineswegs verachten sollte. Übrigens läßt sie sich vorzüglich mit der Methode der *Fremdbeobachtung* verbinden. LINK hat darauf aufmerksam gemacht, daß die Arbeiter dem Manne der Wissenschaft, der im Arbeitskittel mit ernstem Wollen ihre Arbeit selbst zu meistern versucht, leichter zugänglich sind und ihm eher jene kleinen Kniffe und Einzelheiten zeigen, die selbst dem Auge des geübtesten Beobachters so leicht entgehen[1].

b) Damit sind wir schon bei der *Fremdbeobachtungsmethode*. Wenn auf Grund von ein paar Betriebsbesichtigungen, ergänzt durch populäre Anschauungen, „Berufsbilder" fabriziert werden, dann ist das wissenschaftlich natürlich nicht diskutabel; bei den tiefgehenden Veränderungen, die durch die technische Entwicklung andauernd in fast allen Wirtschaftszweigen hervorgerufen werden, entstehen bei einem solchen oberflächlichen Vorgehen oft die gröbsten Verzerrungen — von Exaktheit des Spezifisch-Psychologischen ganz abgesehen. Indessen soll aber nichts gegen Betriebsbesichtigungen überhaupt gesagt werden; zur *Vororientierung* z. B. sind sie nicht zu entbehren. Was die Handhabung dieser Methode angeht, so kommt sehr viel auf Begabung und Schulung des Beobachtenden an. Wichtig ist außerdem eine möglichst *breite* Beobachtungsgrundlage (verschiedene Umstände, verschiedene Personen). Zur Vertiefung der Beobachtung müssen allgemeine und spezielle *Gesichtspunkte* aufgestellt werden. Um ein Beispiel für einen allgemeinen Gesichtspunkt zu nennen: GIESE[2] macht auf den großen Wert aufmerksam, den besonders tüchtige und besonders untüchtige Arbeiter für die Erforschung der Berufsarbeit haben. „Der Durchschnittsteilbetrieb und der Durchschnittsarbeiter lassen stets das Bild verschwimmen." — Die zeitlichen Verhältnisse der Arbeit können mit Hilfe der Stoppuhr schärfer erfaßt werden. Allerdings darf man den Wert der Stoppuhr für psychologische Zwecke nicht überschätzen: Man mißt nur Leistungen bzw. Leistungsabschnitte; die dahinterliegenden Funktionen, auf die es gerade ankommt, werden nicht direkt erfaßt[3]. — Schnelle komplizierte Bewegungsvorgänge kann man durch die verschiedenen photographischen Techniken, besonders Zeitlupenfilm und Lichtkurvenaufnahmen, der Beobachtung leichter zugänglich machen. Allerdings beeinflussen die Vorrichtungen, die zur Herstellung derartiger Aufnahmen aufgebaut werden müssen (z. B. infolge der Beleuchtungsschwierigkeiten beim Film), die Situation des Arbeitenden leicht sehr stark, so daß diese Verfahren für die freie Beobachtung weniger in Frage kommen als für das Experiment. Ihr Wert liegt vielleicht besonders darin, daß sie ermöglichen, wichtige beobachtete Vorgänge durch gestellte Wiederholung besser und eindringlicher festzuhalten, als es durch Beschreibung mit Hilfe von Worten und Skizzen allein möglich wäre.

Ein allgemeines Urteil läßt sich über den Wert der Fremdbeobachtung nicht abgeben. Unbestritten ist ihre heuristische Bedeutung. Zweifellos sind ferner ihre Fehlerquellen besonders groß. Man wird in jedem Einzelfall zu prüfen haben, wie weit es gelingen kann bzw. gelungen ist, die Fehlerquellen auszuschalten.

Experimentelle Methoden hat man in großer Zahl zur psychologischen Untersuchung der Arbeit herangezogen. Man könnte *Laboratoriums-* und *Feldmethoden* gegenüberstellen. Nach LIPMANN ist es das Wesen des Feldexperiments, inner-

[1] LINK-WITTE: Eignungspsychologie, S. 137. München 1922.
[2] GIESE: Methoden der Wirtschaftspsychologie, S. 38. Wien-Berlin 1927.
[3] Vgl. etwa die eindringliche Warnung von CH. S. MYERS in „Mind and Work" (London 1920). — Eine vorzügliche Anleitung zu Zeitstudien. W. POPPELREUTERS Arbeitspsychologische Leitsätze für den Zeitnehmer. München u. Berlin 1929.

halb des Betriebes die eine oder andere Arbeitsbedingung (z. B. Arbeitsdauer, Pausen, Lohnsystem, Temperatur usw.) zu variieren und die den einzelnen Variationen zugeordneten industriellen Ergebnisse (z. B. Arbeitsquantum, Unfallhäufigkeit usw.) festzustellen. In U. S. A. hat man recht gute Erfahrungen damit gemacht; allerdings ist sehr wichtig, daß der Arbeiter nicht merkt, daß seine Arbeit Gegenstand eines Experiments ist. Es ist der Vorteil des Feldexperiments gegenüber dem Laboratoriumsexperiment, daß hier keine künstliche Vereinfachung der Arbeitsbedingungen notwendig ist. In Deutschland hat E. Sachsenberg[1] über den Arbeitsrhythmus Versuche angestellt, die mit Feldexperimenten große Ähnlichkeit haben[1].

Bei Laboratoriumsexperimenten hat die psychologische Forschung zur Untersuchung von Arbeitsvorgängen häufig Apparate und Verfahren benutzt, die auch zu physiologischen Arbeitsuntersuchungen benutzt wurden (z. B. Ergograph, Dynamometer, Lichtkurvenaufnahmen usw.). Auf ihre Darstellung in den vorhergehenden Abschnitten dieses Handbuches kann daher verwiesen werden. Die übrigen Verfahren dienen meist der Eignungsfeststellung und werden unten (Teil II) behandelt.

An dieser Stelle müssen noch die *Methodenkombinationen* erwähnt werden, deren man sich zur Feststellung berufswichtiger Eigenschaften bedient. Man prüft psychologisch etwa mehrere Eigenschaften, von denen man vermutet, daß sie Bedeutung für den Beruf haben; die Ergebnisse werden mit dem Erfolg der Prüflinge in der Praxis verglichen. Die Eigenschaften, bei denen eine hohe Korrelation mit der Praxis besteht, betrachtet man als berufswichtig. Es kommen auch Variationen dieser Methode vor: Man prüft nur gute oder nur schlechte Arbeiter, oder man prüft Berufsanwärter und stellt später die Berufsbewährung fest. Die Brauchbarkeit dieser Methodenkombinationen ist ganz stark abhängig von der Brauchbarkeit der einzelnen kombinierten Methoden (darüber s. Teil II).

2. Taylorsystem.

Wenn man die letzten Stadien der Entwicklung der wirtschaftlichen Arbeit überblickt, so fallen als Hauptkennzeichen in die Augen: *Zusammenballung* der Produktion in große Betriebe mit immer weiter getriebener *Arbeitsteilung*, Einführung der *Maschine* und *Rationalisierung* (Taylorisierung). Man hat häufig diese Kennzeichen zur Benennung von Entwicklungsstadien verwandt, und das sicher mit einem gewissen Recht; aber man darf darüber nicht vergessen, daß im gegenwärtigen Stadium, für das zweifellos der Name Rationalisierung ganz angemessen ist, die Zusammenballung und Gliederung der Arbeit sowie die Einführung der Maschine keineswegs abgeschlossen ist. Es handelt sich eben bei den angeführten Momenten nur um *Kennzeichen*, nicht um Inhalte, durch die bestimmte Stadien vollständig ausgefüllt würden. So kommt es, daß die psychologischen Probleme, welche frühere Entwicklungsstadien mit sich brachten, heute keineswegs veraltet sind; so kommt es auch, daß wir nicht zu fürchten brauchen, allzuviele wesentliche Probleme zu übersehen, wenn wir zunächst das *Taylorsystem* benutzen, um daran die *Fragen aufzuzeigen*, die in den folgenden Abschnitten näher behandelt werden sollen. —

Der amerikanische Ingenieur Frederic Winslow Taylor (1856—1915) hat einem System seinen Namen gegeben, das häufig auch „*wissenschaftliche Betriebsführung*" (scientific management) genannt worden ist. Besser hätte man vielleicht „*nichttraditionelle*" *Betriebsführung* gesagt, denn das, was hier als wissen-

[1] Sachsenberg, E.: Neuere Versuche auf arbeitstechnischem Gebiet. In: Ausgew. Arb. d. Lehrstuhles f. Betriebswiss. in Dresden **1**. Berlin 1924.

schaftlich bezeichnet wird, ist mehr als Antithese zu der kritiklosen Übernahme des Herkömmlichen zu verstehen. Gewiß, es ist ein außerordentlich fruchtbarer Gedanke, daß nichts im Wirtschaftsbetriebe nach einer blinden Gewohnheit getan werden soll. Alle Einzelheiten der Arbeit und ihrer Kontrolle sollen ganz genau auf ihre Zweckmäßigkeit hin geprüft und danach eingerichtet werden. Sehr zu unterstreichen ist ferner, daß die *menschliche* Arbeit in der Industrie ganz besonders große Möglichkeiten der Verbesserung bietet. Eine wissenschaftliche Betriebsführung hätte aber nicht nur derartige begrüßenswerte Grundsätze aufzustellen, sondern sie in wissenschaftlicher Weise durchzuführen. Hierin hapert es aber bei dem Taylorsystem ganz bedenklich. Gerade die psychischen Faktoren wurden von TAYLOR mehr intuitiv berücksichtigt. Gewiß, er hat Erfolge erzielt. Aber er erzielte sie zum Teil auf Grund seiner praktischen Menschenkenntnis, nicht allein mit Hilfe wissenschaftlich-psychologischer Durchdringung der Tatbestände. So wird gerade der Wissenschaftler manche Erfolgsursachen und manche Erfolge selbst anders beurteilen, als das bei Verehrern TAYLORS im allgemeinen üblich ist. So wird es auch durchaus verständlich, wenn etwa FRANK WATTS[1] zu dem paradoxen Urteil kommt, daß die wissenschaftliche Betriebsführung zu wenig wissenschaftlich sei, ja, überhaupt nicht als echte Wissenschaft angesprochen werden könne.

Trotzdem kann die Arbeitspsychologie nicht an dem Taylorsystem bei seiner großen praktischen Wichtigkeit vorübergehen.

Der Grundgedanke des Taylorsystems ist, daß nichts bei der Arbeit dem Zufall überlassen werden soll, sondern alles durch genaue *Pläne* zu regeln ist. Nehmen wir das berühmte Beispiel des *Roheisenverladens*: In den Bethlehem-Stahlwerken, U. S. A., übernahm TAYLOR die Aufsicht über eine Kolonne von etwa 75 Arbeitern, die Roheisen zu verladen hatte. Jeder Arbeitende hatte einen Eisenbarren von ungefähr 42 kg aufzunehmen, ein schräges Brett hinaufzugehen und im Inneren des Güterwagens den Barren auf den Boden zu werfen. Es stellte sich heraus, daß die Kolonne täglich durchschnittlich $12^1/_2$ t pro Mann verlud, und man sah diese Menge als günstig im Vergleich zu anderen Kolonnen an. TAYLOR beobachtete nun, daß häufig von den Arbeitern kleinere Ruhepausen eingeschaltet wurden, da die Arbeit zu anstrengend war, als daß sie ein Arbeiter ohne Unterbrechung hätte aushalten können. Um derartige Ruhepausen besteht seit undenklichen Zeiten ein stiller Kampf zwischen Arbeiter und Aufseher. Der Aufseher ist bestrebt, die Ruhepausen abzukürzen, der Arbeiter hat das entgegengesetzte Ziel. TAYLOR wandte nun nicht die üblichen Verfahren der Aufseher in diesem Kampfe an, sondern schlug vor, die Pausen zu *regeln*. Bei dieser schweren Arbeit müßten 57—58% der zehnstündigen Arbeitszeit vollständig der Ruhe gewidmet sein. Die Ruhezeit verteilte TAYLOR zum größten Teil auf zahlreiche kleinere Pausen. Ferner schrieb er genau das Pensum vor, was in der übrigen Zeit geleistet werden mußte. Er richtete sich dabei nach Feststellungen an einem Manne, den er zur Probe arbeiten ließ.

In diesen Maßnahmen TAYLORS steckt nicht nur das *Ermüdungsproblem*, dessen psychologische Seite in einem der folgenden Abschnitte behandelt werden soll. Es ist auch die Frage, ob man dem Arbeiter die *Selbstbestimmung über den Arbeitsgang* so weitgehend nehmen soll, wie es TAYLOR hier getan hat und wie es etwa die Fließarbeit (s. folgenden Abschnitt) noch stärker tut.

Ferner spielt der Fragenkomplex der *Arbeitsantriebe* eine große Rolle. Da die Bedeutung dieses Moments im Rahmen des Taylorsystems nicht so klar zutage liegt, wollen wir kurz näher darauf eingehen.

---

[1] WATTS, F.: Die psychologischen Probleme der Industrie, S. 84. Deutsch Berlin 1922.

Schon die obenerwähnte Einschränkung der Selbstbestimmung könnte hemmend auf die Arbeitsantriebe wirken. Hat TAYLOR tatsächlich eine ungünstige Wirkung vorausgesehen? Jedenfalls suchte er als Probearbeiter einen Mann aus, bei dem dieses Moment eine nicht allzu große Rolle spielen konnte, einen Mann, der in physischer und psychischer Hinsicht „mehr vom Schlage eines *Stieres*" war[1]. Und diesen Mann spornte er noch durch Versprechen von Prämien während der Arbeit besonders an. TAYLOR sucht also einen Arbeiter aus, der leicht auf seine Antriebe reagiert, und treibt ihn durch Geldbelohnungen an; in der besonderen Aufsicht bei der Probearbeit wird ein weiterer Antrieb zu suchen sein. Wenn unter diesen Bedingungen 47 t Tagesleistung herauskamen, also $34^1/_2$ t mehr als im Durchschnitt, dann ist das sicher zum Teil auf das Konto der Antriebe zu setzen. Bei der Übertragung auf die anderen Arbeiter mag ferner der Wetteifer eine Rolle gespielt haben, außerdem die Angst um den Arbeitsplatz; denn jeder Arbeiter konnte sich ausrechnen, daß bei einer Erhöhung der Arbeitsleistung pro Mann das Arbeitspensum in Zukunft von weniger Arbeitskräften geleistet werden würde. Die Angst um den Arbeitsplatz wird auch mitgespielt haben, wenn die Arbeiter, denen es gelang, die Leistung des Stierarbeiters nachzuahmen, hinterher erklärten, die Arbeit ermüde sie nicht mehr als früher. Wir sehen also, daß bei der Leistungssteigerung in viel höherem Maße, als man das gewöhnlich von dem Taylorschen Beispiel annimmt, die Antriebssteigerung eine Rolle spielt.

Es darf nicht übersehen werden, daß daneben auch leistungshemmende Momente vorhanden sind. Die Roheisenverlader, die ihre Leistung auf das Vierfache steigerten, erhielten nur 50% mehr Lohn. Es ist verständlich, daß sie die Verteilung des Arbeitsertrages ungerecht fanden. Wir bemerken hier eine der Quellen des *sozialen Ressentiments*, von dem nachher noch die Rede sein wird. Eine andere Quelle kann es bilden, daß TAYLOR einen *überdurchschnittlichen* Arbeiter zur Probe arbeiten ließ und dann verlangte, die übrigen sollten (nach Abzug eines gewissen Abschlags, der aber durchaus nach subjektivem Ermessen festgesetzt wurde) sich danach richten[2]. —

Es sei angemerkt, daß das behandelte Beispiel des Roheisenverladens keineswegs sämtliche Kennzeichen des Taylorsystems enthält. Es ist sogar nur kennzeichnend für seine erste Phase. Die zweite Phase brachte neue Maßnahmen, so die Arbeitsanleitungskarten (genaue Anweisungen für die Ausführung der einzelnen Arbeitsstücke), organischen Arbeitsgang (Vorläufer der Fließarbeit, s. unten), Bewegungsstudien (von F. GILBRETH zur Normalisierung der Arbeitsgewohnheiten und Kunstgriffe weiter ausgebaut), Arbeiterauslese (s. unten). Die dritte Phase brachte den Grunsdatz der *funktionsweisen Betriebsleitung*. Während gewöhnlich in einer Werkstatt ein einziger, etwa der Meister, für eine Unzahl von Funktionen verantwortlich ist, ohne daß er sie alle in der wünschenswerten Weise (besonders der von TAYLOR gewünschten Weise!) beherrschen kann, schlägt TAYLOR eine Teilung der Funktionen vor. An die Stelle des einen Vorgesetzten sollen treten ein Arbeitseinteiler, ein Arbeitsanleiter, ein Zeit- und Kostenbeamter, ein Fabrikrichter, ein Werkmeister, ein Geschwindigkeitsmeister, ein Reparaturmeister, ein Inspektor. – Wird die Anteilnahme des Arbeiters an seiner Arbeit nicht vielleicht sehr herabgesetzt, wenn ihm diese Beamten nun den größten Teil des Überlegens abnehmen und ihn sozusagen zu einem Automaten machen? Wir gehen auf diese Frage bei Behandlung der Fließarbeit näher ein.

3. Fließarbeit.

Um recht deutlich zu machen, worin die besonderen Kennzeichen der Fließarbeit bestehen, seien zunächst an einem Beispiel einige psychologische Momente der *herkömmlichen Handwerksarbeit* geschildert.

[1] TAYLOR: Principles of Scientific Management. New York and London 1923 (1. Ausg. 1911).

[2] Zur Kritik des Taylorsystems vgl. besonders R. HOXIE: Scientific Management and Management and Labour. New York 1920. — J. ERMANSKI: Wissenschaftliche Betriebsorganisation und Taylorsystem. Berlin 1925. – H. DRUSY: Scientific Management. New York 1918 (2. Aufl.).

Die Herstellung eines Zirkels (Abb. 242) zeigt äußerlich kurz folgenden Verlauf: Das Material (*a*) wird durch Schmieden in eine Form (*b*) gebracht, bei der man oben den zukünftigen Kopf schon erkennen kann. Diese wird wieder in glühendem Zustande in ein Gesenk (stählerne Hohlform) gepreßt, wodurch die grobe Form des Kopfes (*c*) herauskommt. Der untere Teil wird zum Schenkel ausgeschmiedet (*d*). Die genaue Form erhält das Stück mit Hilfe von Feile und Bohrer (*e*). In entsprechender Weise wird das Gegenstück hergestellt und mit dem ersten vernietet (*f*).

Psychologisch gesehen, ist zu den *Schmiedearbeiten* zu bemerken, daß sie unter dem Druck der Abkühlung des Eisens stehen und daher möglichst rasch ausgeführt werden müssen. Dazu muß vor Beginn der eigentlichen Arbeit der Arbeitsplatz zugerichtet, das nötige Werkzeug zurechtgelegt sein usw. Bei der Arbeit selbst ist dann darauf zu achten, daß jeder Schlag an der richtigen Stelle das Material trifft, sonst wird die gewünschte Form nicht erzielt. Neben der richtigen Zuordnung von Schlagbewegung und Ziel ist die richtige Zuordnung von Schlagenergie und Größe der gewünschten Veränderung wichtig. Zu starke Schläge würden zu große Veränderungen hervorrufen, zu schwache die Arbeitsdauer zu sehr ausdehnen. Die Beurteilung, welches Schlagziel und welche Schlagenergie angemessen ist, hängt davon ab, wie weit der Arbeitende sich darüber klar ist, welche Veränderungen überhaupt in jedem Augenblick am besten zu erzielen sind. Dazu muß er stets die Eigenart des Materials in ihrer Veränderung (Abkühlung, Veränderung der Form durch die vorhergehenden Schläge!) und das Arbeitsziel im Kopfe haben. Bei dem Arbeitsziel wird es sich allerdings nicht nur um das Ziel des gesamten Arbeitsganges, also in unserem Falle den fertigen Zirkel, handeln dürfen, sondern vielmehr um das Teilziel, was gerade in der betreffenden Arbeitsstufe zu erreichen ist. Es ist also ein recht kompliziertes System von Überlegungen (die natürlich keineswegs bewußt verlaufen müssen, ja sogar in der Regel zu einem sehr großen Teil unbewußt, „gefühlsmäßig" sagt der Arbeiter, verlaufen), das die Arbeit begleiten muß. Ein System, das in jedem Einzelfalle anders sein muß, da jedes Stück sich besonders verhält und auch die Arbeitsumgebung (die von ihr ausgehenden Störungen usw.) niemals vollkommen gleich ist. — Bei der *Feilarbeit* auf den weiteren Stufen sind die psychischen Anforderungen infolge der erhöhten Anforderungen an Genauigkeit trotz Fortfallens des Abkühlungsdruckes nicht geringer, ja vielleicht noch höher: Was die Feile einmal fortgenommen hat, ist endgültig fort. Die beiden Schenkel müssen sehr genau zueinander passen usw. Es genügt nicht die bloße Beherrschung des Werkzeuges, z. B. der „gerade Feilstrich"; die oben angedeuteten *Überlegungen* sind auch hier die Hauptsache[1].

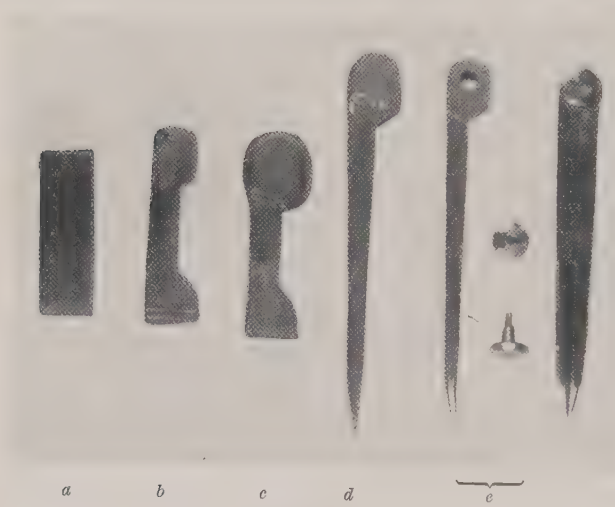


Abb. 242. Herstellung eines Zirkels.

Dieser Schilderung psychologischer Momente bei der Handwerksarbeit stellen wir nun einige Sätze aus dem Bericht eines Arbeiters gegenüber, der am *Montageband der Fordschen Automobilwerke* in Detroit (U. S. A.) tätig war:

„Die Arbeit am laufenden Band ist einförmig, sie wiederholt sich in genau begrenzten Abständen, sie klappt immer; denn alles ist genau vorbereitet. Während du schaffst, gleitet das Auto langsam vorbei. Nun hast du deinen Teil getan und gehst dem Neuankommenden schon einige Schritte entgegen, treibst ihm die Nieten in die Seite oder schraubst ihm die schönen prallen Räder an. In einem bestimmten Rhythmus rollt, schiebt und gleitet alles an dir vorbei. Der Rhythmus erfaßt dich, du schwingst selbst mit. Gleich wie der Takt der Schmiedehämmer zwingt dich diese Arbeitsweise zu einer unbewußten Arbeitsleistung. Zwischendurch kannst du deinen Blick auf die Besucher werfen, die jede Stunde und öfter

[1] Vgl. H. RUPP: Psychol. Grundlagen der Anlernung. Psychotechn. Z. 2, 47 (1927).

in Gruppen vorbeiwandern, und deinem Nachbar einige Bemerkungen sagen. So vergeht die Zeit verhältnismäßig schnell; denn nur darauf kommt es an. In einer Zeit, in der dem Industriearbeiter jede persönliche Bindung mit seiner Arbeit verloren ist, besteht das Angenehme seiner Tätigkeit darin, daß sie nicht langweilig ist. Die Arbeit am laufenden Montageband[1] ist nicht langweilig . . ."

Nach der Definition von MÄCKBACH[2] ist *Fließarbeit „eine örtlich fortschreitende, zeitlich bestimmte, lückenlose Folge von Arbeitsgängen"*. Diese Definition ist in der Tat eine ausgezeichnete Zusammenfassung des Wesentlichen an der Fließarbeit, so daß wir uns sofort der Erörterung ihrer psychologischen Probleme zuwenden können (für die physiologischen Probleme vgl. Abschnitt Arbeitsphysiologie).

Die Beurteilung ist genau wie beim Taylorsystem natürlich keineswegs lediglich Sache der Psychologie. Wenn berechnet wird, daß es infolge einer der Fließarbeit eigentümlichen Beschleunigung des Herstellungsprozesses möglich wird, mit geringstem Aufwand an Betriebskapital größte Produktion durchzuführen, und wenn weiter die absatztechnischen Vorbedingungen der Fließarbeit erörtert werden, ist die Arbeitspsychologie nicht kompetent[3]. Psychologische Probleme liegen auch dann nicht vor, wenn als Ursachen der erwähnten Beschleunigung des Herstellungsprozesses die Verkürzung der Transportwege, der Zeiten, in denen das Material also nicht verarbeitet wird, aufgewiesen werden. Nach unseren Erfahrungen beim Taylorsystem werden wir aber die Frage stellen, ob wirklich alle Ursachen der Beschleunigung in diesen äußeren Faktoren zu suchen sind, oder ob nicht daneben *psychische Momente* wirken. H. RUPP[4] *bejaht* diese Frage. Er erinnert daran, daß die Fließarbeit nach einer fast allgemeinen Überzeugung bewirkt, daß die *Arbeiter mehr leisten.* Diese Tatsache kann zunächst daraus erklärt werden, daß mit Einführung der Fließarbeit in den Betrieben meist noch andere Verbesserungen eingeführt werden, die günstig auf die Arbeitsleistung wirken können, z. B. größere, hellere und freundlichere Arbeitsräume, Lohnerhöhung, bessere Auswahl der Arbeitskräfte u. a. m. Die nähere Untersuchung zeigt aber, daß man diesen Nebenumständen nicht zu viel Gewicht beilegen darf; es sind vielmehr auch charakteristische Merkmale der Fließarbeit selbst, die Beachtung verlangen.

Jede Arbeit stellt den Arbeitenden in irgendeinen Zusammenhang. Für die Fließarbeit ist charakteristisch, daß dieser *Zusammenhang besonders eng* ist. Zunächst ist eine Wirkung zu erwähnen, auf die E. SACHSENBERG hingewiesen hat: „Jeder Arbeiter, der in der Gruppe steht, kennt alle Vorarbeiten seiner eigenen Arbeit und weiß auch genau, was mit seiner Arbeit wird, in welcher Form die Stücke nicht nur weitergehen, sondern auch fertig herauskommen. Hier liegt ein außerordentlich wichtiger Grund vor, der die Fließarbeit empfiehlt. Der Mann wird an seine Vorgänger und Nachfolger gebunden; er wird in die Reihe des Fertigungsganges so eingestellt, daß er sich dieser Fertigung bewußt wird und nun froh am Ganzen mitarbeiten kann, weil er den Zweck des Ganzen einsieht und nicht nur glaubt, daß er der ausgenutzte Mann des betreffenden Unternehmers sei[5]." Es liegt auf der Hand, daß diese Erfassung des Sinnes der Arbeit leistungssteigernd wirken kann. Freilich ist sie nicht auf die Fließarbeit beschränkt; aber ihre beiden Bedingungen, leichte Überschaubarkeit und mechani-

---

[1] Am laufenden Band bei Ford. Von einem Fordarbeiter. Betriebsräte-Z. f. Funktion. d. Metallarb., Stuttgart **8**, Nr 14, 444—445.

[2] MÄCKBACH u. KIENZLE: Fließarbeit, S. 5. Berlin 1926.

[3] MÄCKBACH u. KIENZLE: Fließarbeit, S. 4—5. Berlin 1926.

[4] RUPP, H.: Zur Psychologie der Fließarbeit. Psychotechn. Z. **2**, 166 (1927).

[5] SACHSENBERG: Psychologie der Arbeit am laufenden Band. Maschinenbau **4**, H. 11, 538 (1925).

sierte Arbeit, die wenig persönliche Leistung enthält, sind bei der Fließarbeit besonders häufig gegeben. Immer sind sie jedoch nicht bei der Fließarbeit vorhanden, und manchmal sind sie durch andere Faktoren, etwa besondere Arbeitseile, an ihrer Auswirkung behindert, so daß man sie nicht überschätzen darf.

Größere Bedeutung hat wohl ein anderer Umstand: Bei der Arbeit muß der einzelne mitkommen, sonst kann das Stück nicht weiter bearbeitet werden, sonst wird die weitere Arbeit und die Kette der weiteren Arbeiter aufgehalten; der Arbeiter ist in den Fluß der Arbeit *zwangsläufig eingespannt*. Die Fließarbeit bietet verschiedene Möglichkeiten dieses Eingespanntseins. Es ist z. B. häufig so, daß einem Platz bei Fertigung eines kleinen Massenartikels ständig Vorrat zuströmt und im allgemeinen ein gewisser Vorrat vorhanden ist. Oberflächliche Betrachtung könnte zu der Betrachtung führen, daß in diesem Falle überhaupt nicht von Zwang die Rede sein könne. Aber wenn auch beim einzelnen Stück kein Druck zu merken ist — es kann leicht vorkommen, daß bei langsamem Arbeiten der Vorrat zu groß wird und der nächste Arbeiter zur Eile mahnt, um nicht selbst aufgehalten zu werden. Die Gefahr, daß der Arbeiter überhaupt keine Pause zu machen wagt und sich in eine *Zwangsjacke* eingespannt fühlt, ist nicht von der Hand zu weisen.

Abb. 243. Bandarbeit (Zählerfabrik der A.E.G.).

Sonderbarerweise scheint die Gefahr des Zwangsjackengefühls geringer zu sein, wenn es sich um Bandarbeit im engeren Sinne (s. Abb. 243; auch etwa das Beispiel der Automontage bei Ford) handelt. Dafür sprechen z. B. Untersuchungsergebnisse, die H. DÜKER auf der Psychotechnischen Konferenz Hannover 1928 vortrug[1]. DÜKER verglich experimentell zwei Arbeitsarten: Eine, bei der der Arbeitende das Arbeitstempo selbst bestimmt, und eine andere, in der das Arbeitstempo vorgeschrieben ist. Es handelte sich bei den Versuchen um einfache manuelle und geistige Arbeiten. Ergebnisse: *Bei vorgeschriebenem Arbeitstempo waren die Leistungen der Vp. nach Quantität und zugleich Qualität höher, während der Kräfteverbrauch (nach dem subjektiven Eindruck der Vp.) geringer war.* DÜKER ging weiter den Ursachen der Überlegenheit der Arbeit mit vorgeschriebenem Tempo nach. Die mitgeteilten Selbstbeobachtungen der Vp. und besondere Versuchsreihen ergaben, daß diese Arbeitsform infolge ihrer suggestiven Wirkung viel weniger *Willensenergie* beansprucht. Diese Ergebnisse von Laboratoriumsversuchen prüfte DÜKER in der praktischen Fabrikarbeit nach. Die Aussagen der Arbeiter und Arbeiterinnen über die untersuchten Probleme stimmten mit den Aussagen der Vp. inhaltlich vollkommen überein.

[1] Vgl. auch den Vortrag DÜKERS auf dem Kongreß für Psychologie Wien 1929. (Kongreßbericht Jena 1930.)

Die DÜKERschen Versuche zeigen also, daß der Zwangslauf dem Arbeitenden Willensimpulse spart. Auf diese Weise wird die Arbeit erleichtert, gewiß; verschwindet mit dieser Erleichterung nicht aber auch der letzte Rest von Eigenem, von persönlicher Note, die der Arbeiter seiner Arbeit sonst noch aufzudrücken vermag? Wird der Arbeiter nicht zum seelenlosen Automaten? Wir haben hier ein Problem vor uns, das auch bei der Besprechung des Taylorsystems auftauchte und in den Diskussionen über Wirtschaftsrationalisierung überhaupt eine große Rolle spielt. Folgende Selbstbeobachtung, die RUPP[1] mitteilt, kann zur Klärung des Problems beitragen:

„Ich beteiligte mich (in der Zeit nach dem Kriege) an einer Organisation zur Arbeitslosenunterstützung und hatte u. a. einmal die Aufgabe, die Auszahlung der Unterstützung an einem größeren Fabrikorte einzurichten. Ich sollte mit Hilfskräften in möglichst kurzer Zeit einige hundert Arbeitslose auszahlen. Es war aber nicht nur auszuzahlen, sondern es waren vor allem auch verschiedene Belege zu prüfen und der meist für jeden verschiedene Betrag festzustellen. Nun ging je nach der Abfassung der Formblätter und der Reihenfolge der Überlegungen, die der einzelne Beamte durchzuführen hatte, die Arbeit glatt oder auch mit Störungen vonstatten. Ich hatte mir selbst, z. B. zu Anfang, noch keine feste und wohldurchdachte Einteilung auf meinem Arbeitsplatze zurechtgelegt. Die herankommenden Bücher und Scheine lagen bald so, bald so geordnet; die Feder lag nicht immer an derselben Stelle; es kam vor, daß ein Schein über dem Gelde lag und daher dann, wenn ich mit diesem zu tun hatte, erst aufgehoben werden mußte, und manches andere. Ich mußte also häufig überlegen und suchen, wo eine Sache liegt, wenn das Suchen meist auch nur ein Augenblick des Hinsehens war. Man könnte nun glauben, es sei würdiger, die Arbeit in dieser Weise bewußt auszuführen und Abwechslung hereinzubringen, sich den dadurch entstehenden momentanen Verhältnissen vernünftig anzupassen, als etwa eine straff organisierte starre Ordnung zu erzeugen. Tatsächlich aber, und das ist für uns das Entscheidende, empfand ich die vielen kleinen Suchakte als Störungen, und zwar als ständig sich steigernde Störungen; und als ich nachher nach einer festen und wohldurchdachten Ordnung arbeitete, empfand ich dies nicht als geisttötende Mechanisierung, sondern im Gegenteil als Wohltat, die Arbeit ging glatt und leicht und sicher vonstatten."

Dieses Beispiel ist sehr wertvoll. Rückt es doch das ganze Problem in die Nachbarschaft von Vorgängen, denen die Psychologie seit langer Zeit große Aufmerksamkeit geschenkt hat und die man als sehr nützlich und erfreulich anzusehen gewohnt ist: *Die Automatisierungsprozesse in der psychischen Entwicklung.* Wer bedauert etwa, daß er beim Schreiben oder beim Lesen nicht erst die Buchstaben mühsam zusammensuchen muß, wie er das einst als Abc-Schütze tat? Und wer beklagt sich darüber, daß er beim Essen, Trinken, im Verkehrsgewühl der Straße usw. tausend Dinge automatisch verrichtet, die ihm einst viel Kopfzerbrechen gemacht haben? Die Automatisierung macht den Geist frei für höhere Aufgaben.

Damit ist allerdings das Problem der Automatisierung in der Industrie nicht gelöst. Sollten nicht vielleicht die Arbeiten, die dort automatisiert werden, zu den Beschäftigungen gehören, die besser nicht automatisiert würden? Diese Frage hat eine wirtschaftswissenschaftliche Seite. Eine Verhinderung der Automatisierung bedeutet eine Hinderung der Steigerung der Ergiebigkeit der menschlichen Arbeit, die wirtschaftlich nicht leicht in Kauf genommen werden kann. Dann die psychologische Seite: Bedeutet es für den Arbeiter wirklich etwas, wenn die bisherigen Zustände bestehen bleiben? Ideal sind sie ganz sicher nicht. Hören wir den schon oben zitierten Fordarbeiter: „Das Material wird (bei Ford) dem Arbeiter so zugetragen, daß er es ohne besondere Kraftanstrengung leicht handhaben kann. In den Fällen, wo er wirklich seinen Arbeitsplatz verlassen muß, ist für den kürzesten Weg gesorgt worden. Z. B. das Meißelschleifen. Überall sind Schleifsteine so verteilt, daß sie von allen Maschinenarbeitern leicht und ohne unnötiges Anstehen benutzt werden können. Wie oft habe ich es in deut-

[1] RUPP: Fließarbeit, S. 176—177.

schen Großbetrieben erlebt, daß z. B. Dreher mit dem abgenutzten Meißel ihr Arbeitsstück zu beendigen versuchten, weil der Schleifstein entweder besetzt oder zu weit entfernt war" (S. 446). Ferner ist zu bedenken, daß auch die heutigen Zustände schon eine weit fortgeschrittene Automatisierung bedeuten. Warum zufällig auf dieser Stufe stehenbleiben und nicht die Möglichkeit der Vervollkommnung ausnützen? Da kann man Rupp nur zustimmen: „Es wäre hier ein ganz falscher Weg, wenn man, um die Arbeit geistvoller zu machen, dem Geist den ständigen Antrieb in der an sich reizlosen, monotonen Arbeit aufbürden würde. *Damit, daß der Geist diese Arbeit bewußt ausführt, wird sie nicht geistvoller.* Sie bleibt, was sie ist" (S. 177).

Wir stellen fest: Die Arbeiten, die hier automatisiert werden, bedürfen dringend der Erleichterung für den Arbeitenden, die durch die Automatisierung zustandegebracht wird. Es ist also weiter zu fragen: Ist die Art und Weise der Automatisierung, welche die Fließarbeit mit sich bringt, richtig gewählt?

In der psychischen Entwicklung, die wir vorhin als Beispiel heranzogen, automatisiert man sich selbst; bei der Fließarbeit *wird der Arbeiter aber von anderen automatisiert.* Hier liegt vielleicht tatsächlich etwas Unwürdiges. Aber ist das ein notwendiger Bestandteil der Fließarbeit? Wäre es nicht denkbar, daß die Arbeiter selbst oder direkte Beauftragte der Arbeiter die Arbeit organisierten? Anfänge in dieser Richtung liegen ja in den Betriebsräten vor, ferner in den Rechten, welche die Gewerkschaften bei der Festsetzung der Arbeitsbedingungen (z. B. in Lohn- und Urlaubsfragen) ausüben. Manche Betriebe regen die Arbeiter zu Vorschlägen für technische Verbesserungen an und machen gute Erfahrungen damit. Auch der staatliche Arbeitsschutz könnte hierhin gerechnet werden. Gewiß, es handelt sich hierbei nur um Anfänge; immerhin zeigen diese Anfänge vielleicht, daß in dieser Richtung Möglichkeiten liegen.

Oft ist auf die psychische Belastung durch den Zwang, in unendlicher Folge Minute für Minute 8 oder 10 Stunden lang denselben Handgriff vollführen zu müssen, hingewiesen worden. Der Psycholog wird dem gegenüber zunächst darauf hinweisen müssen, daß die Arbeit nur von außen betrachtet den ganzen Arbeitstag hindurch vollständig gleichförmig ist. Rupp bemerkt sehr richtig, daß der Arbeiter bei gleichmäßig fortschreitender Massenfabrikation nicht etwa nur jeweils in dem kleinen Stück der Arbeit lebt, das er gerade bearbeitet, sondern in weiteren Zusammenhängen: „Er weiß genau, ob er die Arbeit erst begonnen hat, oder ob nun bald eine Pause folgen wird, oder daß er jetzt eine größere Arbeitsspanne vor sich hat, oder daß noch eine Stunde bis zum Abschluß der Arbeit ist usw. Er fühlt auch den Anfang, die Mitte, das Ende der Woche, ja vielfach noch größere Zusammenhänge. Diese Beziehungen beherrschen ihn beständig; nicht so sehr in dem Sinne, daß er immer bewußt daran denkt, aber doch so, daß sie seine Arbeit ständig tragen und beeinflussen[1]."

Diese *Gliederung läßt sich nun verfeinern*, schärfer akzentuieren, weitgehender differenzieren. Zunächst kann man dazu die Pauseneinteilung benutzen[2]. Tatsächlich hat man bei einfacher Wiederholungsarbeit vielfach mit der Einschiebung kleiner Pausen gute Erfahrungen gemacht; allerdings darf man dabei nicht zu weit gehen: Es ist festgestellt worden, daß Fünfminutenpausen noch günstig wirkten bei einer Stunde Abstand. Schob man sie dagegen nach einer halben Stunde Abstand ein, so wirkten sie ungünstig, die Arbeit war zerrissen, der Zug und Fluß des Arbeitens gestört (vgl. Abschnitt Arbeitsphysiologie).

[1] Rupp: Fließarbeit, S. 174.

[2] Zur Psychologie der Arbeitspause vgl. O. Graf: Kraepelins Psychol. Arb. **9**, 563ff. (1927).

Neben der Zeit kann die Arbeits*menge* eingeteilt werden. So wird z. B. in der Weberei seit langer Zeit der Schußzähler verwendet, der die bei dem betreffenden Stück bereits ausgeführte Schußzahl anzeigt. Da die Zahlenreihe für uns deutlich gegliedert ist (Zehner, Hunderter), so kann dadurch tatsächlich eine Gliederung zustande kommen. Der Schußzähler hat in der Weberei eine Leistungssteigerung hervorgerufen, ebenfalls ähnliche Unterteilungen der Arbeit in der Landwirtschaft[1]. Brauchbar sind auch akustische Zeichen, wenn sie nicht einen „Gegenrhythmus" erzeugen[2].

Mit den Erörterungen der letzten Seiten sind wir mitten in das stark umstrittene Problem der *geistigen Monotonie*[3] hereingekommen. Wir haben dies Problem bisher generell-psychologisch betrachtet; es hat aber auch eine wichtige *differentiell-psychologische* Seite. H. WUNDERLICHS[4] Untersuchungen über „Die Wirkungen einförmiger, zwangsläufiger Arbeit auf die Persönlichkeitsstruktur" zeigen das. WUNDERLICH fand im Verhalten zu monotoner Beschäftigung bei seinen Experimenten drei Typen: Der erste Typ eignet sich recht gut für diese Arbeit, gibt sich ganz der Arbeit hin und *empfindet* äußerlich monotone Arbeit wenig als „monoton". Der zweite Typ strebt dauernd nach Abwechslung und ist daher für gleichförmige Arbeit nicht zu gebrauchen. Der dritte Typ hat die Fähigkeit, sein Bewußtsein sozusagen zu spalten und infolgedessen neben der Arbeit allerlei Gedanken nachzuhängen. Dieser letzte Typ ist also für derartige Arbeiten nicht ungeeignet.

Wir sehen, daß nicht alle Arbeiter gleichmäßig für gleichförmige Arbeit (und damit auch für Fließarbeit) geeignet sind. Man wird also bei Einführung von Fließarbeit die Geeigneten aus den bis dahin beschäftigten Arbeitskräften heraussuchen. Was geschieht aber mit den Ungeeigneten? SACHSENBERG[5] meint, daß die Leute, die sich nicht zur Fließarbeit eigneten, um so besser als Werkzeugmacher taugten, die ja auch in Betrieben mit Fließarbeit benötigt würden. Leider gibt er keine Belege für diese optimistische Ansicht. *Dagegen* sprechen zwei Gründe: Es ist erstens nicht gesagt, daß alle Arbeiter des Typus II, der wohl (wie die anderen) in erster Linie auf einer besonderen Eigenart des Arbeitstemperaments beruhen dürfte, auch die zum Werkzeugmacher nötige Schulung und Intelligenz besitzen. Zweitens: Wenn derselbe Auftragsbestand, der früher mit der alten Arbeitsorganisation zu bewältigen war, nun mit Hilfe der produktiveren Fließarbeit aufgearbeitet werden soll, dann kann es gar nicht ausbleiben, daß Arbeiter überflüssig werden. Entlassungen lassen sich also im allgemeinen nicht umgehen. Wie werden sie ausgelesen? SACHSENBERG hat einige interessante Eignungsversuche[6] ausprobiert: Rhythmisches Umfahren von Figuren (Abb. 244). In der Praxis wird man wohl weniger nach solchen Versuchen als nach dem Arbeitseifer und der Geschicklichkeit,

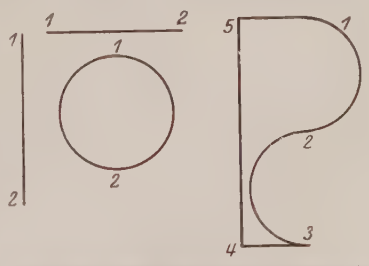


Abb. 244. Eignungsproben zur Fließarbeit nach E. SACHSENBERG. (Aus SACHSENBERG, Ausgewählte Arbeiten Bd. III).

[1] Vgl. SACHSENBERG: Psychologie der Fließarbeit.

[2] SACHSENBERG: Neuere Versuche auf arbeitstechnischem Gebiet. Ausgew. Arb. d. Lehrstuhles f. Betriebswiss. in Dresden **1**. Berlin 1924.

[3] Vgl. dazu auch H. SACHS: Das Monotonieproblem. Z. angew. Psychol. **16** (1920). — H. WINKLER: Die Monotonie der Arbeit. Ebenda **20** (1922). — A. H. DAVIES: Physical and Mental Effects of Monotony in Modern Industry. Brit. med. J. **2**, 472 (1926).

[4] WUNDERLICH, H.: Z. angew. Psychol. **25**, 321ff. (1926).

[5] SACHSENBERG, E.: Neuere Versuche auf arbeitstechnischem Gebiet. In: Ausgewählte Arbeiten des Lehrstuhls für Betriebswissenschaften in Dresden **1**, 7. Berlin 1924.

[6] MÄCKBACH-KIENZL: S. 243.

die bis dahin beobachtet wurden, gehen. Damit werden alle Arbeiter unter einen starken Druck gestellt; mit der Fließarbeit (wie übrigens mit *jeder technischen Verbesserung*!) steigt ihre Aussicht, den Arbeitsplatz zu verlieren. Damit wiederholen sich die ungünstigen Wirkungen, die wir schon beim Taylorsystem kennenlernten: Erzeugung von sozialem Ressentiment, Gefahr der Überanstrengung bei den Übrigbleibenden usw. Wenn sich die Arbeiter nicht genügend dagegen wehren, daß aus dem Fließband ein „Hetzband" wird, ja, wenn sie nach Beobachtungen Sachsenbergs selbst dazu neigen, das Tempo zu übersteigern, so ist das nach dem Gesagten leicht zu erklären.

Neben dem Druck der Entlassungsgefahr wirkt das Lohnsystem, das bei Fließarbeit häufig angewandt wird, der Gruppenakkord, in der gleichen Richtung. Dieses Lohnsystem führt leicht dazu, daß jeder den anderen zur Hergabe seiner letzten Kräfte anspornt und die Vorsicht außer acht läßt, die ihm die Sorge um Gesundheit und Erhaltung seiner Arbeitskraft eigentlich gebieten sollte. (Der frühe „Berufstod" des Industriearbeiters ist ja bekannt.) In der *Übersteigerung des Arbeitstempos liegt tatsächlich eine der größten Gefahren der Fließarbeit.* Aber auch diese Gefahr entspringt mehr aus Nebenumständen als aus dem Wesen der Fließarbeit selbst. An sich könnte die Fließarbeit sogar eine hygienische Gestaltung des Arbeitstempos geradezu erleichtern, da sie ja das Arbeitstempo weitgehend regelt.

Erhebliche Schwierigkeiten bringt endlich die *Leistungsabstimmung* vor Einrichtung der Fließarbeit mit sich. Die einzelnen Teilarbeiten müssen, damit ein Fluß ohne Stockung zustande kommt, die gleiche Zeit (Takt) beanspruchen. Da die Bearbeitung in kleine Teile, manchmal bis zu Minuten, ja bis zu Sekunden herab geteilt wird, so wird der Organisator des Fließarbeitsprozesses vor große Aufgaben gestellt. Die Aufgaben sind so groß, daß Rupp meint, es würde trotz aller Mühe nicht zu vermeiden sein, daß es bequeme Arbeitsplätze und solche mit schärferer Arbeit gibt (S. 168). Damit kommen Reibungsflächen in die Arbeit, die von großer Bedeutung für das psychische Wohlbefinden der Arbeitenden werden können. Hoffnungslos aber ist auch dieses Problem nicht. Da für die Fließarbeit meist nur eine ganz geringe Vorbildung erforderlich ist, macht das *Abwechseln* auf den Arbeitsplätzen meist keine großen Schwierigkeiten.

Damit ergibt sich auch eine wichtige Perspektive für das Monotonieproblem. Watts bringt die Massenwanderungen der Arbeiter von einer Fabrik zur anderen damit in Verbindung und meint, daß auf diese Weise von den Arbeitern eine Lösung der Monotoniefrage versucht würde. Tatsächlich haben Untersuchungen gezeigt, daß etwa in einem Falle von 10434 Mann, die aus einer Munitionsfabrik im Laufe von 6 Monaten austraten, nur bei 992, also bei weniger als 10%, der Austritt durch einen besonderen Grund motiviert erschien. Da berechnet wurde, daß jeder Arbeiter, der austrat und für den Ersatz notwendig wurde, der Firma 15—20 Pfund Sterling kostete, boten führende Firmen mit Erfolg ihren Arbeitern Gelegenheit zu einem Arbeitswechsel innerhalb des Werkes[1].

Unsere Erörterungen haben gezeigt, daß die Fließarbeit nicht nur *Vorteile*, sondern auch ganz erhebliche *Nachteile* bringt, wenn man sie vom psychologischen Standpunkt aus betrachtet. Zweifellos ist aber ein Teil der Nachteile (z. B. Entlassungsgefahr und ihre Auswirkungen) nicht besonderes Kennzeichen der Fließarbeit, sondern mit jedem technischen Fortschritt innerhalb unserer augenblicklichen Wirtschaftsordnung verknüpft und daher nicht eigentlich auf das Konto der Fließarbeit selbst, sondern auf das Konto ihrer ökonomisch-sozialen Einbettung zu setzen. Wir haben versucht, für diese Gruppe der Nachteile und für

[1] Watts: Psychologische Probleme der Industrie, S. 106—107. Berlin 1922.

die andere Gruppe, die mehr durch das Wesen der Fließarbeit selbst bedingt ist, Maßnahmen anzudeuten, durch welche die Nachteile auszugleichen wären. Allerdings darf die Vorläufigkeit unserer Ausführungen auf einem so neuen Forschungsgebiet nicht übersehen werden.

Übersehen werden darf ferner nicht — darauf soll zum Schluß dieses Abschnittes aufmerksam gemacht werden — daß der Durchführung der Fließarbeit ziemlich enge *technische und wirtschaftliche Grenzen* gesetzt sind. Selbst bei weitgehendster Typung und Normung wird es wohl kaum jemals dahin kommen, daß die Fließarbeit die Industrie ganz beherrscht. Wenn man also die Bedeutung des Problems auf der einen Seite nicht unterschätzen darf, so muß doch auf der anderen Seite vor einer Überschätzung gewarnt werden.

4. Ermüdung, Arbeitszeitregelung.

Bei der Ermüdungsforschung ist die Isolierung der psychischen und physischen Momente so weit getrieben worden, daß es möglich ist, zunächst einmal die Frage der rein psychischen Ermüdung zu betrachten und dann die Konsequenzen für die Lebensganzheit „körperliche Arbeit" zu erörtern.

Als Ausgangspunkt mögen die klassischen Arbeiten von E. Kraepelin[1] dienen. Kraepelin stellte seine Untersuchungen an fortlaufendem Addieren einfacher einstelliger Zahlen an, das in Abschnitten zu je 5 Minuten abgenommen wurde. Der auf Grund solcher Versuche aufgestellten Arbeitskurve (Abb. 245) liegen zwei Arbeitsphasen zu je einer halben Stunde zugrunde, die durch eine halbstündige Pause unterbrochen wurden. Durch Pausenversuche erhielt Kraepelin Aufschluß über die einzelnen Komponenten der Arbeitsleistung; die Teilkurven der Übung, Ermüdung usw. zeigen, wie die Leistungskurve ausgefallen wäre, wenn die betreffenden Komponenten allein gewirkt hätten. Als Hauptkomponenten der Arbeitsleistung sind *Übung*, *Ermüdung* und *Willensspannung* anzusehen; daneben ist zu beachten die *Anregung* und die *Gewöhnung*.

Abb. 245. Zusammensetzung der Arbeitskurve. (Nach Kraepelin.)

Neuerdings sind diese Ansichten Kraepelins von amerikanischer Seite stark in Frage gestellt worden. Edward L. Thorndike[2] bemängelt an ihnen, sie folgten zu sehr der durch die Physiker angeregten Denkweise, geistige Ermüdung sei die Aufzehrung eines Vorrats potentieller geistiger Energie. Er

[1] Kraepelin, E.: Die Arbeitskurve. Wundts Philos. Studien **19**, 459ff (1902).

[2] Thorndike, E. L.: Psychologie der Erziehung. Jena 1922. (Deutsche Übersetzung des Buches desselben Verfassers Educational Psychology. Briefer Course. New York 1914.) Ähnliche Gedankengänge bei Joh. Alfvén: Das Problem der Ermüdung. Stuttgart 1927.

wendet ein, daß erstens die Leistungsänderung bei fortlaufender Arbeit ohne Ruhepause viel zu unregelmäßig sei. Man könne bei den Arbeitskurven kein solches Ebenmaß entdecken, wie bei der Kurve für den Druck in einem Behälter, aus dem das Wasser schneller heraus- als hineinläuft. Man müsse daher zu Nebenfaktoren seine Zuflucht nehmen (Anregung, Schlußantrieb), was ein schlechtes Zeichen sei. Zweitens sei der Einfluß außerordentlich stark, den Interesse und Widerwille hinsichtlich der Erhaltung bzw. Verminderung der Leistungsfähigkeit beim Arbeiten ohne Ruhepause ausüben. Hier lägen keineswegs nebensächliche Faktoren vor. Drittens: Das Wesen geistiger Arbeit bestehe im Ausführen richtiger Reaktionen auf bestimmte Situationen hin. „Wenn wir geistige Arbeit durch ein physikalisches Gleichnis veranschaulichen wollen, so können wir sagen, daß die Arbeitsleistung beim Addieren von 7 und 9 nicht dem Heben eines Pfundgewichtes um einen Fuß gleicht, sondern dem Transport eines Pfundes Blei von einem bestimmten Ort in Boston nach einem bestimmten Ort in New York. Im letzten Falle schwankt die rein physische Arbeitsleistung ganz außerordentlich je nach dem Zustande des benutzten Fahrzeuges, dem Zustande und der Länge des zurückgelegten Weges, den Hindernissen, denen man in Gestalt von Feuer, Flut, lebenden Tieren und anderen Naturkräften begegnet. Hier handelt es sich stets um eine *qualitativ* bestimmte Aufgabe, um eine Vielheit von zu überwindenden Hindernissen, und um eine Auswahl unter verschiedenen Mitteln und Wegen" (THORNDIKE, S. 258—259).

THORNDIKE stellt daher der „mechanistischen Energietheorie" eine „biologische Reaktionstheorie" gegenüber, die in erster Linie zu erklären versucht, warum geistige Arbeit, die ohne Ruhepause fortgesetzt wird, immer weniger *befriedigend* wirkt. Die Erklärung findet er darin, daß Arbeit ohne Ruhe erstens den Reiz der Neuheit verliert, zweitens Langeweile sowie eine gewisse intellektuelle Übelkeit, Schmerzen in den sensorischen Organen und sogar Kopfweh erzeugt, und drittens gewisse Entbehrungen, z. B. von körperlicher Tätigkeit, geselligem Verkehr oder Schlaf auferlegt. Mit anderen Worten: THORNDIKE *rückt jene „Nebenfaktoren"* KRAEPELINS *in den Vordergrund und bereichert ihre Kenntnis in recht glücklicher Weise.*

Daß die KRAEPELINsche Arbeitskurve den Verhältnissen der Arbeit im praktischen Leben nicht ganz entspricht, ist häufig betont worden[1]. Sicherlich hat die THORNDIKEsche Wendung große Berechtigung, wenn auch die Frage, in welchem *Grade* sie berechtigt ist, noch nicht entschieden ist

Wenn wir nun aus diesen Erörterungen über die rein geistige Ermüdung die Schlußfolgerungen auf die „körperliche Arbeit" des praktischen Lebens ziehen, so tragen wir der angedeuteten Unklarheit Rechnung, indem wir eine Unterscheidung von O. LIPMANN einführen, der zwischen (akut-kontinuierlicher) Verminderung der „objektiven" und „subjektiven Leistungsbereitschaft" unterscheidet. Die Verminderung der subjektiven Leistungsbereitschaft käme dann im *Müdigkeitsgefühl* zum Ausdruck, und entspräche dem THORNDIKEschen Problemkreis, während die Verminderung der objektiven Leistungsbereitschaft mehr den Gesetzen unterworfen wäre, die für die rein physiologische Ermüdung gefunden wurden. (Wie gesagt: Die Frage, ob die Grenze zwischen der Verminderung subjektiver und objektiver Leistungsbereitschaft mit der Grenze zwischen psychischer und physischer Ermüdung zusammenfällt oder nicht, vielleicht mehr im Psychischen verläuft, soll hier offen gelassen werden.)

Wichtig ist, daß es nicht genügt, sich durch physiologische Methoden[2] Kenntnis von dem Verlauf der objektiven Leistungsbereitschaft eines Arbeiters

[1] MOEDE: Experimentalpsychologie, S. 56; GIESE: Wirtschaftspsychologie, S. 334.
[2] Über die physiologischen Methoden siehe Abschnitt „Arbeitsphysiologie" ds. Handb.

zu verschaffen. Schon der „Schlußantrieb" KRAEPELINS zeigt, wie wenig der Stand der subjektiven Leistungsbereitschaft dem gleichzeitigen Stande der objektiven Leistungsbereitschaft zu entsprechen braucht. Eingehend hat DURIG[1] auf die geringe Entsprechung hingewiesen.

Kann die subjektive Leistungsbereitschaft, mit der wir uns nun zu beschäftigen haben, ebenso wie die objektive experimentell festgestellt werden? Nach dem heutigen Stande der Methodik muß diese Frage verneint werden. „Die subjektive Leistungsbereitschaft kann einmal im Laboratorium, z. B. wegen der Neuheit der Prüfbedingungen, größer sein als in praxi, sie kann aber auch, z. B. deshalb, weil im Laboratorium keine produktive Arbeit geleistet wird, geringer sein als bei der Berufsarbeit[2]". Praktische und theoretische Untersuchungen haben übereinstimmend ergeben, daß es keine experimentelle Methode der Untersuchung der subjektiven Leistungsbereitschaft gibt, die für praktische Zwecke brauchbar ist[3].

Das bedeutet nun aber nicht, daß auf das Studium der subjektiven Leistungsbereitschaft überhaupt verzichtet werden soll. Zunächst wird man die Bemühungen um experimentelle Methoden fortsetzen. Weiter kann man aber die *Beobachtung* heranziehen. Ihr ist das Müdigkeitsgefühl zugänglich. So ist es also nicht ausgeschlossen, auch von der psychologischen Seite der *Ausschaltung unnötiger Ermüdung* in der Wirtschaftsarbeit nachzugehen.

Zur Erhöhung der geistigen Leistungsfähigkeit hat THORNDIKE folgende Gesichtspunkte angegeben[4]: 1. Erhöhung der Tendenz zu geistiger Tätigkeit. 2. Verminderung des Widerstandes, der arbeithemmenden Kräfte. 3. Vervollkommnung von Ziel und Methode der Tätigkeit. 4. Befreiung des Geistes von unnützer Erregung und Anspannung. — Zwar hat THORNDIKE diese Gesichtspunkte im Hinblick auf die *geistige* Arbeit aufgestellt; aber wenn wir seine Gesichtspunkte näher betrachten, finden wir, daß sie auch für die psychischen Momente der körperlichen Arbeit bedeutungsvoll sind. *Gesundheit* rückt THORNDIKE als Mittel zur Erhöhung der Tendenz zu geistiger Arbeit in den Vordergrund. Hat sie nicht auch ganz gewaltige Bedeutung für den Willen zu körperlicher Betätigung? Den *Arbeitswiderstand* kann man z. B. durch richtige Verteilung der zu leistenden Arbeiten auf diejenigen, die dafür geeignet sind und denen sie zusagen, herabmindern. Sehr groß ist der Wert, den seelische Ausgeglichenheit als Mittel zur Erhöhung der Schaffenskraft besitzt. „Das Leben in Haus, Schule, Handel und Gewerbe gleicht noch viel zu sehr den Kriegstänzen des primitiven Menschen" (THORNDIKE S. 265).

Es scheint neben der in ihrer Gefährlichkeit erkannten statischen Muskelarbeit auch eine *statische Willensarbeit* zu geben, die allerdings noch nicht genügend untersucht wurde. Daß wir nicht unseren Lieblingsbeschäftigungen nachgehen können, daß wir uns anstrengen müssen, bestimmten Reaktionstendenzen nicht nachzugeben, ist in vielen Fällen von großer Bedeutung. Arbeit im gewöhnlichen Sinne ist von Spiel oder Erholung nach THORNDIKE weniger durch den Betrag positiver Tätigkeit unterschieden als durch den Betrag des auferlegten Zwanges; er gebraucht sogar die paradoxe Formulierung: „Ermüdet werden wir durch das, was wir *nicht* tun." (S. 262). Wenn Erfinder, Forscher oder Dichter 15 Stunden

[1] DURIG: Abschnitt „Ermüdungsgefühl" in „Die Theorie der Ermüdung" bei ATZLER: Körper und Arbeit, S. 210ff. Leipzig 1927.

[2] LIPMANN: Arbeitswissenschaft, S. 24. Jena 1926.

[3] Vgl. z. B. FREDERIC S. LEE u. J. D. VANBUSKIRK: An examination of certain proposed tests for fatigue. Amer. J. Physiol. **63**, 185—206 (1923). — DHERS: Les tests de fatigue. Paris 1924.

[4] THORNDIKE: Psychologie der Erziehung, S. 263—264.

lang am Tage mit voller Kraft ohne Ruhepause arbeiten können, so ist das nicht eine Ausnahme von den Gesetzen der Arbeit, sondern im Gegenteil eine Bestätigung für sie (S. 264).

Aus diesen Erörterungen fällt interessantes Licht auf die Funktion der *Erholung*. Häufig hat man sich darüber gewundert, daß zur Erholung gelegentlich sehr anstrengende Tätigkeiten gewählt werden, die sich oft keineswegs der Untätigkeit des „dolce far niente" oder des Schlafes nähern. Sie wirken weniger durch die Ausschaltung von Tätigkeit überhaupt erholend als vielmehr durch *Befreiung von Anspannung und Überreizung*.

KARL GROOS[1] hat das einmal sehr schön ausgesprochen: „Die Sphären des Ernstlebens stehen ja dauernd unter dem Druck der realen Zwecke. Alles, was wir vollbringen, ist stets nur Mittel zu solchen uns vorschwebenden Zielen, die immer wieder in die Zukunft hinausrücken, wie der Horizont vor dem eilig Vorwärtsstrebenden in die Ferne zurückweicht. Ja, wir werden selbst zu solchen Mitteln, zu dienenden Gliedern in dem ungeheuren Maschinengetriebe der Kultur. Im Spiele aber befreien wir uns von dem harten Zwang des Müssens. Mit einer Stimmung des ‚Nichtgezwungenseins', des ‚Gernewollens' öffnen wir die Türe zu seiner Scheinwelt, wie wir aus der staubigen Landstraße aufatmend in einen schönen Garten eintreten, den hohe Mauern von dem Treiben und Hasten des Verkehrsweges abschließen. Diese Stimmung breitet sich nachwirkend als ein goldenes Gewebe über die ganze Spielsphäre aus. Was wäre das Leben ohne diese Zuflucht! Und wenn wir nun annehmen, daß unser innerstes Menschenwesen sich nur in einer solchen Freiheit offenbart, in der wir aufhören, bloße Mittel, bloße Räder in einem großen Triebwerk zu sein, so können wir jenen Ausspruch SCHILLERS mit anderer Betonung wiederholen: Der Mensch ist nur da ganz *Mensch*, wo er spielt."

Aus den angeführten Gesichtspunkten ergeben sich interessante Folgerungen für das Problem der *Regelung der Arbeitszeit*. Greifen wir zunächst einmal die Frage des *Normalarbeitstages* heraus. Bekanntlich sind es drei Momente, die bei dieser Frage eine Rolle spielen: das *ökonomische*, das *hygienische* und das *kulturelle*. Arbeitspsychologische Erwägungen können bei allen drei Momenten geltend gemacht werden, ohne daß die Arbeitspsychologie natürlich die ganze Frage lösen kann.

Wenn wir das *hygienische Moment* ins Auge fassen, so können wir unmittelbar an unsere Gedankengänge über die psychologische Seite der Erholung anknüpfen. Bekanntlich handelt es sich bei dem hygienischen Moment in erster Linie um die Bewahrung des Arbeiters vor Ermüdungsschädigungen. Aus den allgemeinen Gesichtspunkten heraus, die wir für die psychische Ermüdung angeben konnten, lassen sich nun keine Folgerungen für eine Arbeitsdauergrenze ziehen; wohl aber scheint die Notwendigkeit intensiver Erholung Beleuchtung zu erfahren. Die Arbeit muß so bemessen werden, daß der Arbeiter nach der Arbeit auch die Mittel der psychischen Erholung anwenden kann, die wir oben angedeutet haben. Wenn es der einzige Gedanke des Arbeiters ist, sich nach der Arbeit schnellstens aufs Bett zu werfen und so lange zu schlafen, bis es von neuem an die Arbeit geht, dann ist das unmöglich. Es ist häufig beobachtet worden, daß solche Arbeiter zu unmäßigem Genuß von *Alkohol* ihre Zuflucht nehmen, wahrscheinlich, um auf diese Weise zu erzielen, was ihre glücklicheren Mitmenschen beim Spiel (in dem weiten Sinne von KARL GROOS) erreichen. O. LIPMANN bringt eine Reihe von Belegen dafür, daß mit der Verringerung der täglichen Arbeitsdauer auch der Alkoholismus abnimmt (Arbeitszeitproblem C 2[2]). So ergab eine Erhebung des französischen Arbeitsministeriums über die Verwendung der durch die Einführung des Achtstundentages vermehrten Freizeit der Arbeiter im Jahre 1919, daß der Alkoholverbrauch zurückgegangen war, und zwar weit über das Maß dessen, das durch die Verteuerung der Getränke bedingt sein konnte. Fis-

[1] GROOS, K.: Das Spiel, S. 17. Jena 1922.
[2] LIPMANN, O.: Das Arbeitszeitproblem. Berlin 1924.

kalische und gerichtliche Statistiken bewiesen eine erhebliche Verminderung des Alkoholismus in der Arbeiterbevölkerung.

Damit sind wir schon mitten in den Problemen, die sich aus dem *kulturellen* Gesichtspunkt ergeben. Es muß beachtet werden, daß die Abnahme des Alkoholismus bei vermehrter Freizeit keineswegs eine Einzelerscheinung ist: es handelt sich hier nur um ein Symptom der erfreulichen Erscheinung, daß die Freizeitausfüllung um so, wie man sich ausdrücken könnte, „kulturgemäßer" wird, je mehr sich die Freizeit ausdehnt. Folgende Tabelle illustriert das:

Tabelle 1. Wirkung der Arbeitsdauer auf den Kulturzustand der Arbeiter in Schweden.

	Anzahl der veranstalteten Kurse			Anzahl der Teilnehmer		
	1919/20	1922/23	Vermehrung	1919/20	1922/23	Vermehrung
Vereinigung für Erziehung der Arbeiter (vorwiegend *Industriearbeiter*) . . .	811	1638	102%	11252	21687	93%
Internationaler Guttemplerorden (vorwiegend *Landarbeiter*)	1177	1316	12%	18409	19671	7%

Die rapide Vermehrung der von der „Vereinigung für Erziehung der Arbeiter" veranstalteten Kurse und der Zahl ihrer Teilnehmer ist wahrscheinlich größtenteils eine Folge der durch das Achtstundengesetz verlängerten Freizeit der Arbeiter. Den Mitgliedern des Guttemplerordens kommt dieses Gesetz weniger zugute[1].

Es gibt also hygienische und kulturelle Gründe psychologischer Art, die vor allzulanger Ausdehnung des Arbeitstages warnen — wie steht es aber mit dem *ökonomischen* Gesichtspunkt?

Wir haben da zunächst auf die Tatsache hinzuweisen, daß die *Menge der Arbeitsleistung keineswegs unbedingt mit der Länge der täglichen Arbeitszeit parallel geht.* Unzählige Beispiele hat die Wirtschaftspraxis seit dem Experiment Robert Gardners in Preston 1845 dafür gegeben, daß sich im Gegenteil die Leistung pro Zeiteinheit bei Verkürzung der täglichen bzw. wöchentlichen Arbeitsdauer *erhöhte* (vgl. Abschnitt Arbeitsphysiologie).

Ist eine Leistungssteigerung aber in jedem Falle zu erwarten? Der Präsident des englischen Handelsamtes stellte 1920 fest, daß im englischen Bergbau eine Einschränkung der Arbeitszeit von 8 auf 7 Stunden täglich ($12^1/_2$%) das völlig unverhältnismäßige Sinken der Produktion von 259 Tonnen pro Jahr und Mann auf 203 Tonnen (26%) mit sich brachte (Watts S. 20). Dieser Rückgang war in der Zeit nach dem Weltkrieg keine Einzelerscheinung. (Material über diese Frage bei Lipmann: Arbeitszeitproblem.)

Man hat vielfach den Widerspruch, der sich darin zeigt, auf die *technischen Faktoren* zurückgeführt: Manchmal gingen Arbeitszeitverkürzungen Hand in Hand mit technischen Verbesserungen, manchmal — wie besonders nach dem Weltkriege — könnte man beinahe von der umgekehrten Erscheinung sprechen. Gewiß wird man damit etwas Richtiges treffen. Daß aber auch die *psychologischen Faktoren* eine Rolle spielen, zeigt die folgende Aufstellung über die Faktoren der Produktionssteigerung in einer englischen Schokoladenfabrik[2]. Dort wurde von 1913 bis 1923 die Arbeitsdauer pro Woche von 47 auf 44 Stunden verkürzt; gleichzeitig verbesserte man Maschinen und Arbeitsorganisation.

Es zeigt sich also, daß die Arbeitsintensität zugleich mit der Arbeitsdauerverkürzung gehoben wurde. Als Ursache für die Steigerung der Arbeitsintensität können wir wohl u. a. eine Steigerung der subjektiven Leistungsbereitschaft ansehen, die ihrerseits wieder verschiedene Ursachen haben kann, so z. B. bei

[1] Lipmann, O.: Arbeitswissenschaft, S. 88. Jena 1926.
[2] Aus O. Lipmann: Arbeitswissenschaft. (Tabelle 2 — siehe folgende Seite.)

Akkordlohn das Bestreben, in der kürzeren Zeit nicht weniger zu verdienen als bisher, oder eine Erhöhung des psychischen Wohlbefindens des Arbeiters.

Tabelle 2.

	Steigerung der stündlichen Produktion (in %)				Steigerung der Tagesproduktion
	insgesamt	davon Wirkung			
		verbesserter Arbeitsorganisation	verbesserter Maschinen	erhöhter Intensität	
Kakao-Produktion	47	26	43	**32**	38
Schokolade-Produktion	39	46	15	**38**	30
Transport	27	33	67	—	19
Schokolade-Verpackung	27	44	19	**37**	19
Schokolade-Handfabrikation	27	44	11	**44**	19
Schokolade-Maschinenfabrikation . .	15	33	33	**33**	8

Es kommt für die Beeinflussung der subjektiven Leistungsbereitschaft aber sehr auf die *Nebenumstände* der Arbeitsdauerverkürzung an. Es gibt Nebenumstände, die den Arbeiter geradezu zur Verminderung der subjektiven Leistungsbereitschaft bewegen können. Mit Recht betont O. LIPMANN[1]: „Wenn z. B. eine Arbeitszeitverkürzung damit begründet wird, oder der Arbeiter mit Recht oder zu Unrecht ihre Begründung darin sieht, daß die *Nachfrage* nach dem betreffenden Arbeitsprodukt zurückgegangen sei, oder daß die Zahl der *Arbeitslosen vermindert* werden solle, so fühlt der Arbeiter sich natürlich nicht veranlaßt, eine der kürzeren Arbeitszeit entsprechende und sie kompensierende höhere Arbeitsintensität aufzuwenden, sondern umgekehrt, die Arbeit zu „*strecken*". Es verdient besonders bei der Beurteilung der Nachkriegsverhältnisse beachtet zu werden, daß die Einführung des Achtstundentages ursprünglich als eine Demobilmachungsmaßnahme bezeichnet wurde . . . Die durch die Verkürzung der Arbeitszeit bewirkte erhöhte Leistungs*fähigkeit* führt ohne vermehrten Arbeits*willen* im allgemeinen nicht ohne weiteres schon zu erhöhten *Leistungen*."

Wenn wir rückblickend noch einmal unsere Bemerkungen zu den verschiedenen Momenten des Normalarbeitstages überblicken, so müssen wir feststellen, daß scharfe Grenzen vom psychologischen Standpunkt aus nicht zwischen den einzelnen Momenten gezogen werden können. Wie eine nach den Grundsätzen der psychischen *Hygiene* einwandfreie Erholung oft *kulturelle* Bedürfnisse befriedigen wird, so kann sie auf der anderen Seite auch die subjektive Leistungsbereitschaft günstig beeinflussen, wenn der Arbeiter z. B. an einem Kursus teilnimmt, der ihn tiefer in den technischen, ökonomischen oder allgemein-sozialen Sinn seiner Arbeit eindringen läßt, und infolgedessen auch *ökonomische* Vorteile bringen.

Wie steht es nun aber mit der Frage der einheitlichen Festsetzung einer bestimmten *oberen Arbeitsgrenze* für einen möglichst großen Kreis aller Arbeitenden? Hier kann darauf hingewiesen werden: Ein Zustand, bei dem ein Teil der Bevölkerung persönliche kulturelle Bedürfnisse in reichem Maße befriedigen kann, während einem anderen Teil nur sehr wenig Zeit dazu bleibt, ruft leicht Unzufriedenheit bei den Benachteiligten hervor, Minderwertigkeitsgefühle, auf auf deren Gefahren z. B. in den letzten Jahren von der Schule ALFRED ADLERS hingewiesen wurde. Das soziale Ressentiment, wie wir früher formulierten, wird gesteigert. Daß darunter auch die subjektive Leistungsbereitschaft leiden kann, wird weiter unten noch zu zeigen sein. Es lassen sich also vom psychologischen

[1] LIPMANN, O.: Arbeitszeitproblem, S. 34.

Standpunkt aus sehr wohl Gründe für einen Normalarbeitstag bzw. eine Normalarbeitswoche anführen.

Mit dem Normalarbeitstag ist aber das Problem der Arbeitszeitregelung nicht erschöpft. Wichtig ist auch z. B. die Frage, zu welcher *Tageszeit* die Arbeit liegen soll. Hier ist besonders die Frage der *Nachtarbeit* in den letzten Jahren lebhaft diskutiert worden. Von physiologischer Seite ist klargestellt, daß Tagschlaf nicht so ergiebig ist wie Nachtschlaf[1]. Daß auch psychologische Faktoren gegen die Nachtarbeit sprechen, zeigt eine Untersuchung von MEYER über den Einfluß der Nachtarbeit auf das Familienleben. Es stellte sich heraus, daß das Familienleben erheblich durch Nachtarbeit beeinträchtigt wird. Die Tätigkeit der Hausfrau wird sehr erschwert und vermehrt, die Mahlzeiten werden nicht von Eltern und Kindern zusammen eingenommen, die Kinder müssen sich dauernd ruhig verhalten und können sich nicht in freieren Spielen austoben. Diese Schädigung des Milieus strahlt zurück auf den Nachtarbeiter selbst. Er wird nervös, gereizt. Seine *psychische Gesundheit leidet* also[2].

5. Arbeitsantriebe.

In steigendem Maße haben die vorangegangenen Abschnitte auf die Bedeutung der psychischen Antriebe für die Arbeit hingewiesen. Wir sahen, daß Methoden zur Steigerung der Produktion, wie Fließarbeit und Taylorsystem, ihre Erfolge zum Teil einer Steigerung der Arbeitsantriebe verdanken, und stellten ferner die engen Beziehungen fest, in denen das psychologische Ermüdungsproblem zu diesen Faktoren (siehe „subjektive Leistungsbereitschaft"!) steht. Hier sollen noch einige Gesichtspunkte ergänzt werden.

Vergegenwärtigen wir uns zunächst die *ökonomische Situation*, unter der die körperliche Arbeit in der Wirtschaft steht. In unserer hochdifferenzierten Verkehrswirtschaft wird die Arbeit zum größten Teile von abhängigen Arbeitern für Unternehmer geleistet. Ein hartes Wort spricht vom „Verkauf der Ware Arbeitskraft". Wenn man sich bemüht, illusionsfrei die Bedingungen klarzustellen, denen die körperliche Arbeit in der heutigen Wirtschaft unterworfen ist, wird man an der psychologischen Wahrheit, die in dieser Kennzeichnung steckt, nicht vorübergehen können. Es sind bei dem Arbeitsverhältnis ähnliche Momente maßgebend, wie sie beim Verkauf anderer Waren auch maßgebend sind. Jeder Teil sucht recht günstige Bedingungen für sich zu erhalten, der Unternehmer möglichst viel Arbeit für möglichst wenig Lohn, der Arbeiter umgekehrt möglichst viel Lohn für möglichst wenig Arbeit.

Ein Blick auf die *Arbeitskonflikte und ihre Anlässe* bestätigt diese Behauptung. ADOLF WEBER sagt über die Ursachen der Arbeitskämpfe: „Ganz überwiegend handelt es sich um Lohnfragen (Höhe des Lohnes, Art der Entlohnung, Festlegung des Lohnes durch Tarife) oder um Fragen der Arbeitszeit (Dauer des Arbeitstages, Bezahlung der Überzeitarbeit, Urlaubsbewilligung) oder endlich um Fragen der Rechtsstellung der Arbeiter gegenüber dem Arbeitgeber und dessen Vertreter (Regelung der Disziplinarmittel, des Arbeitswechsels, des Arbeitsnachweises, des Zusammenschlusses der Arbeiter)."[3] Es könnte scheinen, als ob die dritte Gruppe — Rechtsstellung — eine Ausnahme von unserer Regel bildete. Das trifft nur zum Teil zu. Zusammenschlüsse der Arbeiter (insbesondere Gewerkschaften) werden in der Regel zu dem ausgesprochenen Zweck gebildet, höheren Lohn und geringere Arbeitszeit zu erreichen. Unter diesem Gesichtspunkt ist auch eine möglichst große Freizügigkeit der Arbeiter bei Arbeitswechsel und Arbeitsnachweis wichtig. Selbst die Disziplinarmittel fallen nicht aus diesem Rahmen heraus, wie unten näher ausgeführt wird.

---

[1] Siehe z. B. DURIG: Ermüdung im praktischen Betrieb. In Atzlers Körper und Arbeit S. 556—566. Leipzig 1927.

[2] MEYER, MARTHA: Enquête sur les effets du travail de nuit dans la famille. Schweiz. Z. Gesdh.pfl. 7, H. 4, 305ff. (1927).

[3] WEBER, A.: Arbeitskämpfe. Handwörterb. d. Staatswiss. 1, 771.

Sehen wir uns zunächst das *Lohnproblem* näher an. Daß man eine Steigerung der subjektiven Leistungsbereitschaft durch Akkord- und Prämienlohnsystem versucht, ist bereits ausgeführt worden. Man vermutet häufig, daß damit an einen „Erwerbstrieb" der Arbeiter appelliert wird. Wir haben oben (Taylorsystem) angedeutet, daß mindestens außerdem das Geltungsbedürfnis (Wetteifer) eine gewisse Rolle spielen dürfte. Was der Lohn für den Erwerbstätigen überhaupt bedeutet, hat GIESE einmal in dem folgenden Funktionsschema zusammenzustellen versucht[1].

a) Lebensstandard des Privatmenschen: Nahrungsausgaben, Wohnung, Heizung, Beleuchtung, Bekleidung.

b) Luxusbedarf des Privatmenschen: Anschaffungsgegenstände, äußere Repräsentation, im Auftreten (Automobil, Telefon-Abonnement usw.), Anschaffung von Schmuck, Teppichen, „Sachwerten".

c) Finanzpolitik des Privatmenschen: Beteiligung an Sammlungen, Wohltätigkeitsstiftungen, Spekulationsbeteiligung in Industrie- und anderen Papieren, Schuldentilgung aus früheren Zeiten, Sparkassen- und Bankguthabenhöhe, Erwerb von Anteilscheinen am Unternehmen (wo vorhanden), Beteiligung an Siedlungen, Beteiligung an Versicherungen aller Art, Lotteriespiel.

d) Vergnügungswerte des Privatmenschen: Familienaufbau, Heirat, Kinderzahl, Kindererziehung, Reise- und Erholungskultur, Mitgliedschaft in Vereinen, Sport- und Körperkulturbetätigung, Besuch von Gaststätten, Theater-, Film-, Buchkonsum.

Die ganze Existenz des Arbeiters ist auf den Lohn aufgebaut; Fortfallen des Lohnes infolge Entlassung ist daher trotz Erwerbslosenfürsorge stark gefürchtet, besonders in Zeiten schlechter Konjunktur, wo es schwierig ist, eine neue Arbeitsstelle zu finden, oder bei älteren Arbeitern, die überhaupt nicht leicht wieder eingestellt werden. Die Existenzunsicherheit, die sich daraus ergibt, ist eines der wichtigsten Momente der Arbeiterpsychologie überhaupt. LAU[2] fand bei arbeitenden Jugendlichen eine starke Wertschätzung des „Arbeithabens", wobei natürlich weniger die Arbeit als das Verdienen eine Rolle spielen wird.

Die Eigenart der menschlichen Arbeit bringt es mit sich, daß die Auseinandersetzungen zwischen Arbeitern und Unternehmern um den Preis und das Objekt ihres Austausches (Arbeitskraft — Lohn) nicht nur bei Eingehen bzw. Änderung von Arbeitsverhältnissen eine Rolle spielen, sondern sich auch in der *Arbeit selbst* auswirken. Möglichst viel Arbeit möchte der Unternehmer vom Arbeiter erhalten und stellt ihn daher u. a. unter eine besondere *Betriebsdisziplin.*

Damit kommen wir zu einem interessanten psychologischen Problem, das allerdings leider längst noch nicht genug gewürdigt wurde. S. BERNFELD[3] hat einmal als Formen der Disziplin unterschieden familielle, militärische, demokratisch-bürokratische, industrielle und didaktische Disziplin. Um die industrielle Form, die uns hier besonders interessiert, zu verstehen, müssen wir uns zunächst mit der familiellen und der militärischen, den beiden Grundformen, beschäftigen. Als familielle Disziplin bezeichnet BERNFELD einen Zustand, in dem vom Objekt der Disziplin, also in diesem Falle dem Kinde, hauptsächlich *Wohlverhalten* verlangt wird. Das Kind hat alles zu tun, was Gefallen, und alles zu unterlassen, was Mißfallen der Autoritäten erregt. Wesentlich ist weiter, daß die Verhaltensanweisungen dem Kinde nur teilweise als Gebote bekannt gemacht werden; vieles muß vom Kinde selbst durch verallgemeinernde Empirie gefunden werden. Im Gegensatz dazu ist die militärische Disziplin in der Norm vollständig *rational*; der oberste Grundsatz, der militärische Gehorsam, gibt für beinahe jeden Spezial-

---

[1] GIESE: Methoden der Wirtschaftspsychologie S. 258–59. Wien-Berlin 1927.

[2] LAU, E.: Beiträge zur Psychologie der Jugend in der Pubertätszeit. 2. Aufl., S. 44ff. Langensalza 1924.

[3] BERNFELD: Die Formen der Disziplin in Erziehungsanstalten. Z. Kinderforschg **33**, 367ff. (1927).

fall eine eindeutige Verhaltensregel, die für zahlreiche praktisch relevante Fälle durch besondere Befehle ergänzt wird. Überhaupt ist es nicht Aufgabe des Soldaten, durch folgsames Wohlverhalten das subjektive Wohlgefallen der Autoritätspersonen zu erregen; die Vorgesetzten, deren präzisierten Befehlen er Gehorsam zu leisten hat, sind sehr zahlreich — zum größten Teil kennt er sie persönlich nur oberflächlich oder gar nicht. Die Rationalität ist allerdings in der Praxis durch irrationale Momente durchbrochen, so z. B. Strammheit, „militärischen Ton", außerdienstliche Autoritätsansprüche. Die ökonomische Disziplinform ist nun den beiden charakterisierten Formen in bestimmten Punkten ähnlich, und zwar im Kleinbetrieb mehr der familiellen, im Großbetrieb mehr der militärischen. In beiden Fällen geht sie aber über das dort erreichte Maß von Rationalität heraus und ersetzt die physischen Gewaltmittel, die sowohl bei der familiellen als auch bei der militärischen Disziplinform eine Rolle spielen, durch das Faktum und die Folgen des ökonomischen Interesses. Ferner ist die industrielle Disziplin kontrolliert und beeinflußt durch die allgemeinen „disziplinären" Verhältnisse des Staates, in dem sie sich abspielen, und zwar mehr als bei den beiden anderen Formen.

Die Regeln der industriellen Disziplin sind weitgehend in *Arbeitsordnungen* festgelegt, zu deren Durchführung *Aufsichtsmaßnahmen* getroffen, insbesondere Aufsichtspersonen angestellt sind. F. Giese[1] unterscheidet offene und geheime Arbeitskontrolle. Zur offenen Kontrolle gehören Kontrolluhr für Zu- und Abgang, Auftragszettel und Abgabevordrucke, Glaswände usw. Besonders schwierig ist die Kontrolle der Toilettenräume. Giese berichtet von einem Unternehmer, der die Klosettsitze durch kleine Dampfstrahlanlagen ausstatten und sie in bestimmten Zwischenräumen durch Dampfstrom beschicken ließ. Die *geheime* Kontrolle knüpft z. B. gelegentlich an das jesuitische Verfahren des „Konzertierens" an (jeder hat seinen geheimen Aufpasser und Angeber, der das Beobachtete höheren Orts mitteilen muß). Ferner gibt es Leistungskontrolle durch geheime Instrumente, z. B. durch eine im Fernraum aufgestellte Arbeitsschauuhr (s. unten) oder durch eine Stoppuhr, die in ein scheinbares Buch mit Text eingebaut ist (den Text des „Buches" bilden Vordrucke für Zeitaufnahmen „Thompsonstoppuhr"). Oder man legt die „Meisterbude" so, daß der Meister die Arbeitenden unauffällig beobachten kann, etwa unter das Dach bei einer größeren Halle (der Arbeiterwitz nannte eine solche Dienststelle, die große Glasfenster besaß, doppelsinnig „Treibhaus"). Giese warnt vor den geheimen Kontrollverfahren und weist darauf hin, daß sie die Arbeitsfreude negativ beeinflussen und ein Sklavenbewußtsein entwickeln. „Oft genug endet die Geheimkontrolle durch Sabotageakte" (Giese[2]). Die Geschichte der Arbeitskämpfe zeigt übrigens, daß auch die offene Kontrolle vielfach Reibungen erzeugt.

Es ist verständlich, daß die Arbeiter sich gegen übermäßige Arbeitsbeschleunigung wehren (man denke an den erwähnten frühen Berufstod). S. und B. Webb[3] bringen für die Methoden zahlreiche Beispiele aus der Praxis der englischen Gewerkvereine.

So heißt es im Statut der Freundschaftlichen Gesellschaft der Steinmetzen 1865: „In Lokalen, wo das höchst schädliche und zerstörende System, das als ‚Antreiben' bekannt ist, herrscht, sollen die Logen auf alle Weise versuchen, es abzuschaffen. Bei keiner Arbeit irgendwelcher Art weniger Zeit brauchen, als von einem Durchschnittssteinmetz gebraucht wird, ist die Praxis, die wir soviel als möglich annehmen sollten, und wo es deutlich sichtbar wird, daß ein Mitglied oder ein anderes Individuum seine Arbeitskollegen zu überarbeiten

[1] Giese, F.: Methoden der Wirtschaftspsychologie, S. 265ff.
[2] Giese: Wirtschaftspsychologie S. 269.
[3] Webb, S. u. B.: Industrial Democracy. 1902. Deutsch: Theorie und Praxis der englischen Gewerkvereine. 1906.

oder anzutreiben sucht und dabei in einer Weise verfährt, die Entlassung von Kollegen oder Lohnverkürzung zur Folge haben muß, soll die Partei, die so verfährt, vor die Loge geladen werden, und wenn die Anklage hinreichend bewiesen wird, soll ihr eine Geldbuße auferlegt werden." — Regeln der Leed-Loge der Ziegelarbeiter 1867: „Jeder Bruder in der Union, der bekennt, daß er mehr als acht Ziegeln trägt, was die gewöhnliche Zahl ist, soll um einen Schilling gebüßt werden, zahlbar in einem Monat, oder aus der Versicherung bleiben, bis die Buße gezahlt ist."

Wenn wir das Gesagte überblicken, so können wir feststellen, daß die „psychische Atmosphäre" des Betriebs von einer mehr oder weniger ausgeprägten *Gegensätzlichkeit* erfüllt ist. Diese Gegensätzlichkeit bringt eine *Unruhe* in den Arbeitsprozeß, die man nicht übersehen darf, wenn man von den Arbeitsantrieben spricht. Das Bild von der menschlichen Arbeitsmaschine erlebt hier sein schlimmstes Fiasko. Der außenstehende Beobachter wundert sich gelegentlich über die verborgene Gereiztheit, das Ressentiment, von dem zahlreiche Arbeiter erfüllt sind. Mit der populären Erklärung dieser Einstellung aus „Verhetzung" o. ä. kann sich der Psycholog nicht zufriedengeben. In der oben mehr angedeuteten als beschriebenen Gegensätzlichkeit liegen vielmehr die Ursachen. Mit Recht bemerkt FRANK WATTS[1]: „Wenn wir die Unruhe des sozialen Lebens untersuchen, so finden wir, daß das Gebaren der arbeitenden Klassen in Zeiten gestörter Ruhe alle die Kennzeichen des Verhaltens eines Individuums aufweist, das unter dem Einfluß eines Verdrängungskomplexes reagiert, ganz jene Art des Benehmens, die wir bei dem neurotischen Sohn eines unbeugsam harten Vaters finden. Die Haltung des Unternehmers gegenüber dem Arbeiter ist ebenfalls oft die Wirkung einer pathologischen Reaktion, die aus unterbewußter Furcht hervorgeht. Jeder der die soziale Geschichte moderner Gemeinschaften kennt, muß wissen, daß die Geschichte des Handarbeiters eine lange Kette von Leiden und Unterdrückungen ist, die nur hier und da von solchen Ereignissen unterbrochen wurden, wie der Bauernrevolte in England, dem Bauernkrieg in Deutschland und der französischen Revolution, aber häufiger in unserer Zeit durch Streiks und Sabotage. Alles dies sind Reaktionserscheinungen, die den Ausbruch einer zu lange zurückgedrängten Erregung kennzeichnen. Es ist dem verbitterten Arbeiter schwer gemacht worden, sich auf den sozialen Standpunkt zu stellen." So sieht FRANK WATTS dann ein Grundproblem darin, Argwohn und Klassenhaß, die unser Kulturleben im allgemeinen und die psychische Atmosphäre der Arbeitsstätten im besonderen vergiften, aus der Welt zu schaffen. Es liegt auf der Hand, daß eine derartige psychische Entgiftung das Problem der Arbeitsantriebe auf eine ganz neue Basis stellen würde.

Daß in dieser Hinsicht historisch große Veränderungen zu verzeichnen sind, ist vielleicht von der Psychologie zu wenig beachtet worden. Vor etwa 100 Jahren bestand z. B. in der deutschen Landwirtschaft noch ein wesentliches Antriebsmittel in der Furcht vor körperlicher Züchtigung[2]. Während man früher auch in der Kindererziehung nicht ohne körperliche Züchtigung auskommen zu können glaubte, wird heute diese Strafe wie das Strafen überhaupt immer mehr zurückgedrängt. Man hat entdeckt, daß im Kinde selbst starke Antriebe liegen und daß die Kunst des Erziehers darin besteht, diese Antriebe in den Dienst der kindlichen Entwicklung zu stellen. Ja, diese Antriebe leisten seit jeher schon einen großen Teil des „Lernens" in Form des Kinderspiels, dessen große Bedeutung für die psychische Entwicklung von der psychologischen Forschung in steigendem Maße erkannt wurde. „Das Spiel ist die instinktive Selbst-

[1] WATTS, F.: S. 127—128. Zitiert unter „Zusammenfassende Darstellungen".

[2] Vgl. H. v. BRACKEN: Die Prügelstrafe in der Erziehung. Dresden-Buchholz 1926. Der Gutsherr züchtigt seinen Knecht, der hinterher zu sagen hat: „Danke schön für gnädige Strafe!"

ausbildung keimender Anlagen, die unbewußte Vorübung erst später fälliger Ernstfunktionen[1]".

In der Tat gibt es auch für den Arbeiter außer Furcht vor physischen Schmerzen, disziplinarem Zwang und Streben nach Lohn noch andere wichtige Antriebe. Eine wertvolle Studie widmete W. MOEDE, den Antrieben und Hemmungen, die aus dem Beisammensein mehrerer Arbeitender in einer Gruppe erwachsen[2]. Bei Behandlung der Fließarbeit und des Ermüdungsproblems ist auf einige Momente eingegangen worden. Hier soll der ganze Komplex, der gewöhnlich unter der Bezeichnung „*Arbeitsfreude*" behandelt wird, noch einmal im Zusammenhang skizziert werden auf Grund der interessanten Erhebung, die H. DE MAN[3] an Hörern der „Akademie der Arbeit" zu Frankfurt a. M. veranstaltete. H. DE MAN hatte das Glück, von 78 Industriearbeitern und Angestellten sehr ausführliche Antworten auf einen kurzen Fragebogen zu erhalten. Schon aus dieser Tatsache geht hervor, daß man aus der zahlenmäßigen Auswertung dieser Berichte keine Schlüsse ziehen kann: Eine Gruppe von Arbeitern, die derartig umfangreiche Schilderungen gibt, entspricht nicht dem Durchschnitt. (Man vergleiche nur die mageren Antworten bei den Erhebungen von A. LEVENSTEIN[4]!) Wir haben es hier mit einer Intelligenzauslese zu tun. Der Wert liegt mehr in den Gesichtspunkten, die gegeben werden, und in der Analyse des Komplexes „Arbeitsfreude", die auf diese Weise ermöglicht wird.

Interessant ist zunächst eine grundlegende These, die DE MAN aufstellt: „*Nach Arbeitsfreude strebt jeder Arbeitende*, wie jeder Mensch nach Glück strebt. Arbeitsfreude verlangt gar nicht danach, ‚gefördert' zu werden; es kommt nur darauf an, daß sie nicht *gehemmt* wird." So verblüffend auch zunächst diese These klingt — es gibt Tatbestände, durch die sie bestätigt zu werden scheint. Denken wir etwa daran, daß die Arbeitsfreude bei den Jugendlichen, die aus der Schule ins Erwerbsleben kommen, am größten ist und dann langsam abnimmt. KANITZ und LAZARSFELD legten einer großen Anzahl Wiener Jugendlichen die Frage vor: Freut dich deine Arbeit? Die folgende Aufstellung führt bei jeder Altersstufe den Prozentsatz der bejahenden Antworten an:

Alter:	15	16	17	18	19	20	21	22 Jahre[5]
Befriedigt:	74	75	62	56	54	50	50	42%

Sicher hat die Tatsache, daß die Arbeitsfreude in den ersten Jahren der Erwerbstätigkeit am größten ist, auch noch andere Ursachen: die Neuheit der Tätigkeit, der Eintritt in die höhere soziale Wertung, die der Erwerbstätige gegenüber dem Schulkinde besonders in Arbeiterkreisen genießt usw. Da aber gerade im Anfang auch besondere Hemmungen der Arbeitsfreude vorhanden sind (besonders starke körperliche Ermüdung, die Anfangsschwierigkeiten jeder neuen Tätigkeit, das geringe Ansehen des Neulings im Betrieb) — Hemmungen, die zweifellos mit der Zeit geringer werden — kann man sehr wohl annehmen, daß ursprünglich ein Drang zur Arbeitsfreude vorhanden ist, der infolge der großen Widerstände allmählich immer schwächer wird.

Die Widerstände, die in den Schilderungen DE MANS eine besondere Rolle spielen, werden neben den positiven Momenten in dem umstehenden Schema aufgezählt[6].

---

[1] STERN, W.: Psychologie der frühen Kindheit. 4. Aufl., S. 268. Leipzig 1927.
[2] MOEDE, W.: Experimentelle Massenpsychologie. Leipzig 1920.
[3] MAN, H. DE: Der Kampf um die Arbeitsfreude. Jena 1927.
[4] LEVENSTEIN, A.: Die Arbeiterfrage. München 1912.
[5] LAZARSFELD, P. F.: Statistisches Praktikum für Psychologen und Lehrer, S. 14. Jena 1929.
[6] DE MAN: Arbeitsfreude, S. 150.

Schema der positiven und negativen Elemente, deren Spannung die Einstellung des Arbeiters zu seiner Arbeit bedingt.

Drang zur Arbeitsfreude;

I. Elementar-triebhafte Motive.
  1. Tätigkeitstrieb.
  2. Spieltrieb.
  3. Aufbautrieb.
  4. Erkenntnistrieb.
  5. Geltungstrieb.
  6. Besitztrieb.
  7. Kampftrieb.

II. Gelegentlich fördernde Motive.
  1. Herdentrieb.
  2. Herrschsucht und Unterordnungsverlangen.
  3. Ästhetische Befriedigung.
  4. Erwägungen des Privatvorteils.
  5. Erwägungen des sozialen Nutzens.

III. Soziales Pflichtgefühl.

Hemmungen;

I. Arbeitstechnische Hemmungen.
  1. Teilarbeit.
  2. Repetitivarbeit wegen
     a) Einseitigkeit der Arbeitsbewegung,
     b) Verringerung der Initiative,
     c) Verringerung der Aufmerksamkeit,
     d) Hypnotische Rhythmisierung.
  3. Ermüdung.
  4. Ungünstige technische Betriebsumstände.

II. Innerbetriebliche soziale Hemmungen.
  1. Unzufriedenheit mit den Arbeitsbedingungen.
  2. Ungerechte Lohnsysteme.
  3. Autokratische Betriebshierarchie.

III. Außerbetriebliche soziale Hemmungen.
  1. Dauernde Zugehörigkeit zu einer unteren Klasse.
  2. Existenzunsicherheit.
  3. Geringschätzung der Handarbeit durch die soziale Sitte.

Bemerkenswert ist, daß die als Hemmungen genannten Faktoren keineswegs auf jeden Fall hemmend wirken müssen. Nehmen wir die Verringerung der Arbeitsfreude durch Teil- und Wiederholungsarbeit im Gefolge der Maschineneinführung als Beispiel. H. DE MAN unterscheidet zwei Phasen der Mechanisierung, die eine ganz verschiedene Haltung des Arbeiters zur maschinellen Produktion bedingen: „a) Ursprüngliche Phase der Verdrängung des Handwerks durch die Maschine; in diesem Stadium herrscht die maschinenfeindliche Stellung vor. b) Spätere Phase der Vervollkommnung der Maschine, wobei eine neue Art der Arbeitsfreude entsteht, die ein Überwiegen der positiven Haltung bei der Arbeiterschaft zur Folge hat.“ (S. 207). In der ersten Phase löste die Einführung der Maschine starke soziale Umschichtungen aus; zahlreiche bisher selbständige Handwerker wurden zu unselbständigen Fabrikarbeitern herabgedrückt usw. Ferner bedeutete vielfach die Maschinenarbeit Erschwerung und Gesundheitsschädigung (z. B. heute Preßlufthammer). Diese negativen Nebenmomente sind zur Zeit im Abnehmen; die gegenwärtige Phase bringt z. B. die Freude des Arbeiters am *guten* Werkzeug, an guter Arbeitstechnik überhaupt, die seine Selbstgeltung durch bessere Arbeitserfolge hebt, zur Wirkung[1].

Im übrigen eröffnet die Analyse der Bedingungen der Arbeitsfreude Perspektiven, deren Bedeutung kaum überschätzt werden kann, für die Lösung des praktischen Problems der Arbeitsantriebe in der Zukunft. Eine planmäßige Beseitigung der Faktoren, die sich dem „Drang nach Arbeitsfreude“ in den Weg stellen, sollte ernsthaft in Betracht gezogen werden. Allerdings darf man nicht

[1] Unterstrichen sei, daß Arbeitsfreude nicht selten Freude darüber, daß man eine andere unangenehmere Arbeit nicht auszuführen braucht, darstellt. Vielleicht liegt hier die Erklärung für die Beobachtung, daß sich Arbeiterinnen für zwangsläufige Wiederholungsarbeit besonders eignen: Sie freuen sich, der noch unfreieren und oft einsamen Hausarbeit entronnen zu sein, besonders der Hausangestelltenarbeit. — Ein schönes Beispiel günstiger Wirkung von Mechanisierung berichtet WIEGAND: Über die subjektive Sicherheit beim Arbeiten. Psychotechn. Z. 4, 107ff. (1929).

übersehen, daß die Hemmungen der Arbeitsfreude nicht Momente sind, die sich ohne weiteres ändern lassen — nein, es handelt sich zu einem großen Teil um wesentliche Eigentümlichkeiten unsrer sozialen und wirtschaftlichen Struktur. —

Die psychologischen Probleme der Arbeit können nicht gelöst werden, wenn man nicht einerseits die *Gesamtpersönlichkeit des Arbeitenden* und andererseits die *sozialen Verhältnisse*, in welche die Arbeit eingebettet ist[1], berücksichtigt.

6. Psychologische Berufskunde.

Eine der wichtigsten Aufgaben, in deren Dienst die Arbeitspsychologie gestellt worden ist, liegt in der Zuordnung von Berufsuchenden zu passenden Berufen. Um diese Aufgabe zu bewältigen, war neben der *Feststellung* und *Verbesserung* der Berufseignung, die im zweiten Teil dieses Beitrags behandelt werden soll, auch die Untersuchung der *psychologischen Anforderungen, die an die Berufsanwärter gestellt werden müssen*, erforderlich. Diese Teilaufgabe fällt der psychologischen Berufskunde zu, über die hier ein kurzer Überblick gegeben werden soll.

Wenn man die psychologische Berufskunde von heute mit dem vergleicht, was eigentlich von diesem Wissenszweig zu erwarten wäre, dann muß man gestehen, daß die psychologische Berufskunde über die Anfänge noch nicht hinausgekommen ist. Verwunderlich ist das allerdings nicht; erstens beträgt die Zahl der vorhandenen Berufe nach Angabe von Statistikern zwischen 14000 und 20000; zweitens gestaltet die Wirtschaftsentwicklung dauernd die Berufsarbeit um, und drittens machen sich hier die Schwierigkeiten, die der psychologischen Forschung im allgemeinen im Wege stehen, ganz besonders stark geltend.

Die psychologische Untersuchung der Berufe hat bisher meist den Weg beschritten, die einzelnen Arbeitsvorgänge der Berufe festzustellen und auf die in ihnen enthaltenen psychischen Komponenten hin zu zergliedern. Bei den herausanalysierten Komponenten war dann noch abzuwägen, welche Bedeutung sie für die Berufsausübung hatten.

Als Beispiele seien hier zwei Übersichten angeführt. Die in ihrer Art ausgezeichnet durchgeführte Analyse des *Schlosserberufs* von Friedrich[2] (s. Abb. 246) und die Zusammenstellung der Anforderungen an den Beruf des *Kleinbauern* von Th. Erismann[3].

Die Zusammenstellung Erismanns über den Kleinbauern, die unter Benutzung der Umfragemethode ausgearbeitet wurde und auch die körperlichen Erfordernisse berücksichtigt, lautet:

Erforderlich überdurchschnittlich. Charakter: Fleiß, Fähigkeit mit Tieren umzugehen.

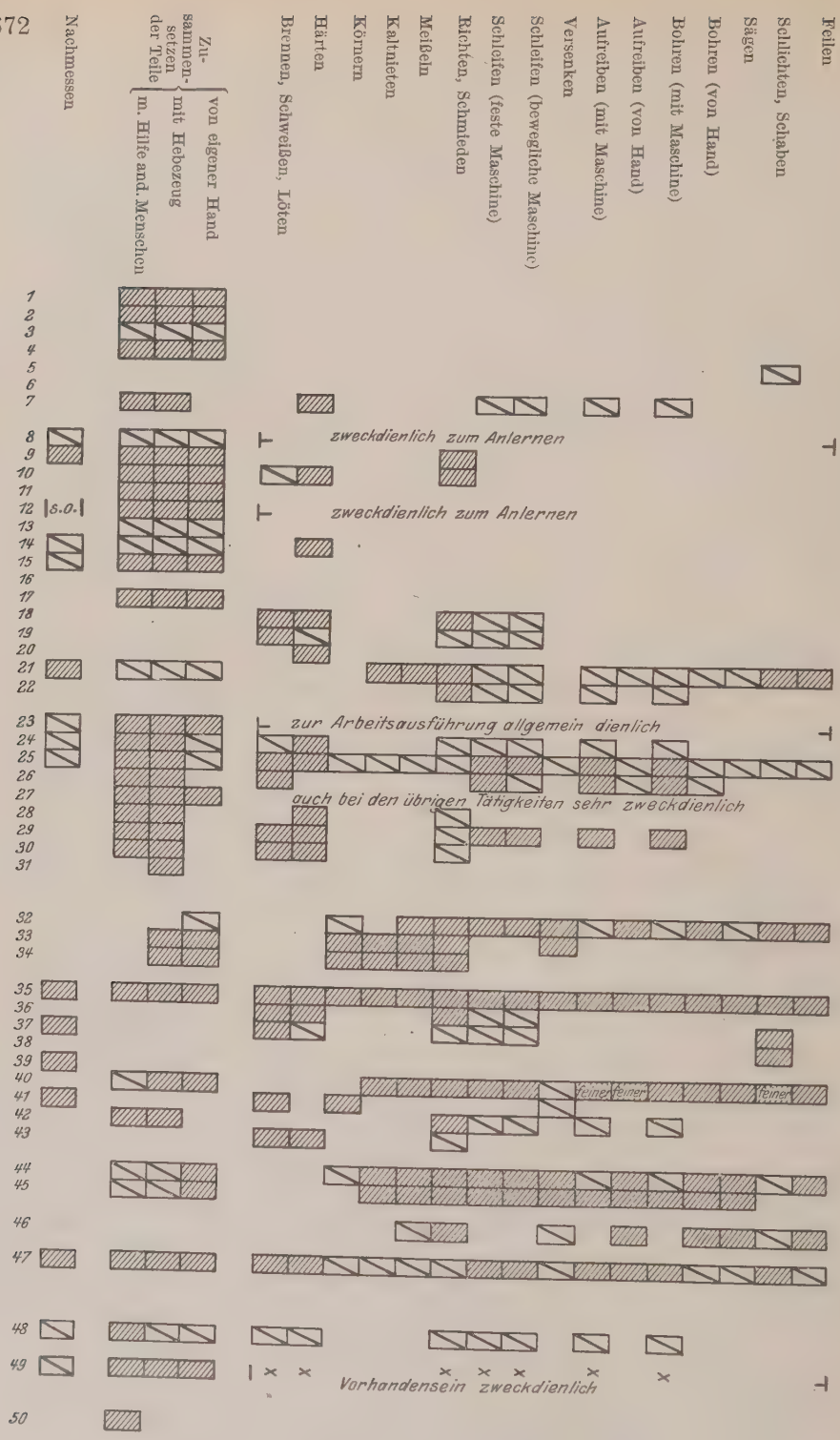
Erforderlich. Gesundheit: Lunge, Herz, Gefäße, Knochen, Muskeln und Sehnen, Gelenke. — Vorhandensein oberer und unterer Extremitäten. — Widerstandsfähigkeit gegen Erkältung. — Freisein von Epilepsie. — Ausdauer für Kraftleistungen, Hitze. — Kraft: Alle Muskelgruppen (außer Bauchmuskulatur, sehr wichtig). — Charakter: Willensstärke, Zähigkeit, Ehrlichkeit und Treue, Zuverlässigkeit, Sparsamkeit, Geduld, Fähigkeit mit Pflanzen umzugehen.

Wichtig. Gesundheit: Nieren, Verdauung, Stoffwechsel, Haut. — Vorhandensein beider Augen. — Widerstandsfähigkeit gegen Infektion. — Freisein von Schwindsucht, Rachitis, Nephritis, Blasenkatarrh, Bruch, Krampfadern, Gicht, Rheumatismus, Hautkrankheiten, Nervosität. — Ausdauer für gleichmäßige Bewegungen, Gehen, Ausharren in bestimmten Körperstellungen, Kälte. — Kraft: Bauchmuskulatur. — Bewegungen: Beherrschung unwillkürlicher Bewegungen, Automatisierbarkeit. — Denken: Fähigkeit, praktischem Unterricht zu folgen, geistige Beweglichkeit, Kombinationsfähigkeit. — Charakter: Entschluß-

[1] Vgl. dazu Th. Geiger: Zur Soziologie der Industriearbeit und des Betriebs. Die Arbeit **6**, Heft 11 u. 12 (1929).

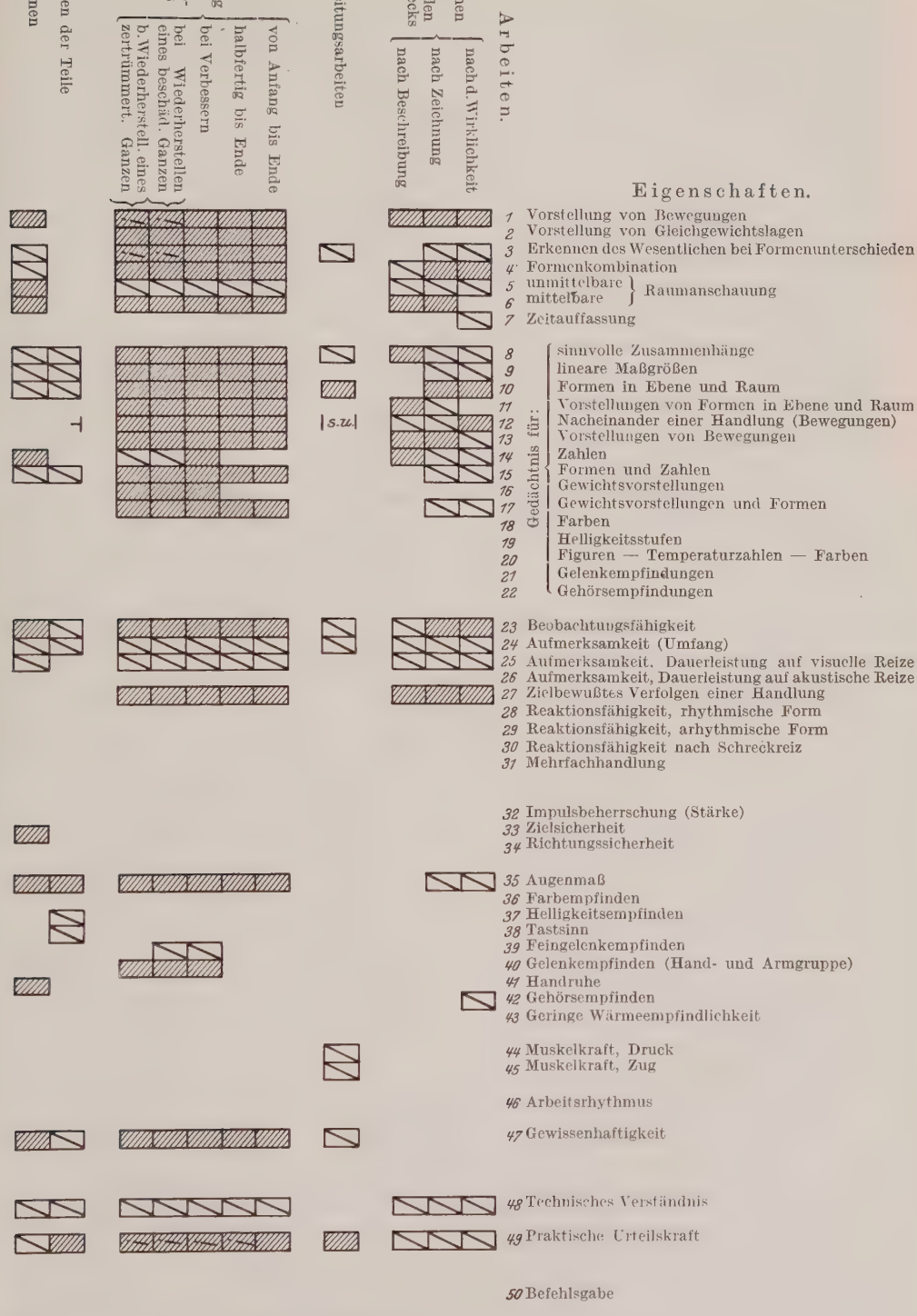
[2] Friedrich, A.: Die Analyse des Schlosserberufs. Prakt. Psychol. **3**, 287ff. (1922).

[3] Erismann, Th.: Zum Problem der ländlichen Berufsberatung und Berufsauslese. Landw. Jb. **1925**, 825—827. — Zur Berufskunde des Landarbeiters vgl. auch M. Schönberg: Ein neues Ziel der landwirtschaftlichen Arbeitsforschung. Leipzig 1928.



Außer den genannten Eigenschaften sind je nach der vorliegenden Arbeit noch u. a. zu berücksichtigen:

Abb. 246. Übersichtstafel zur Schlosseranalyse. (Nach FRIEDRICH.)



Eigenschaften mit wechselnder Betonung

Auffassungsgabe — Fähigkeit des organischen Ordnens — Bewegungsgewandheit — Geschicklichkeit — Beeinflussung durch monotone Arbeit — Beeinflussung durch Wettbewerb — Ermüdungsform — Sauberkeit.

(Zu Abb. 246.)

fähigkeit, Initiative, Verträglichkeit, Reinlichkeit, Vorsicht, Mut, Gerechtigkeit, Wohlwollen, Mäßigkeit, Nüchternheit. — Besondere Eigenschaften: Orientierungssinn, Beobachtungsgabe für die Außenwelt, Geschäftssinn, technische Fähigkeiten, Rechnen.

(Bemerkung: Relief erhält diese Aufstellung, wenn man sie mit den ähnlichen Aufstellungen desselben Autors für Mittel- und Großbauern, Landwirtschaftsgehilfen usw. vergleicht).

Gegen derartige Berufspsychogramme haben sich von verschiedenen Seiten Bedenken erhoben. So macht z. B. WILLIAM STERN[1] darauf aufmerksam, daß die „wirkliche Berufsleistung, auch die scheinbar einfachste, stets eine besondere *Struktur* hat, worin die Einzelfunktion als unselbständiges Gebilde eingeschmolzen ist. Es ist a priori weder zu bestimmen, welcher Bedeutungsakzent dem psychischen Einzelelement innerhalb der gestalteten Struktur der Leistung zukommt, noch ob nicht durch seine Einschmelzung in die Struktur das Element wesentlich modifiziert wird, so daß das Ergebnis seiner isolierten Prüfung nicht ohne weiteres auf die komplexe Leistung des Lebens angewandt werden darf". STERN[1] stellt daher dem bisher herrschenden „Mosaikprinzip" das „Strukturprinzip", das sich schon in anderen Zweigen der psychologischen Forschung (z. B. der Wahrnehmungslehre) größeren Einfluß verschafft hat, gegenüber.

Ähnlich äußert sich O. LIPMANN: „Wenn zu einer Arbeit sowohl ‚Aufmerksamkeit' wie ‚Gedächtnis' gehört, so ist damit doch über das für eben diese Arbeit eigenartige *Zusammenspiel* dieser beiden Funktionen noch nichts ausgesagt, und eben dies ist meist für eine Arbeit sehr viel charakteristischer als die Tatsache der Wirksamkeit der *einzelnen* Funktionen... Eine noch so eingehende ‚Analyse' der Arbeit, eine Aufzählung der einzelnen wirksamen Tätigkeiten wird also niemals erschöpfend sein; der einzige Weg, der uns einen Einblick in die psychische Struktur der Arbeit öffnet, ist die genaue Beschreibung des Arbeitsvorganges — eine Beschreibung, die es dem Leser oder Hörer gestattet, sich in die beschriebene Arbeit ‚einzufühlen', derart, daß er das Eigenartige des Zusammenwirkens der einzelnen Faktoren innerlich nacherleben kann"[2]. Natürlich kommen auch die von LIPMANN geforderten Beschreibungen oder „Arbeitsbilder" nicht ohne Analyse aus; die Frage spitzt sich aber dahin zu, wie *weit* man in der Analyse der Arbeit zu gehen hat und *welche* analytischen Begriffe für die Kennzeichnung der Arbeit verwandt werden sollen[3]. Allgemeine Regeln lassen sich dafür naturgemäß nicht aufstellen; als Anhaltspunkte gibt O. LIPMANN aber u. a. folgende Fragen:

Ist das Arbeitsziel ein fest fixiertes oder nur in mehr oder weniger festen Grenzen vorgeschriebenes? (Berufe des Handwerkers und des Kunstgewerblers.)

Erfordert die Arbeit, wenn sie körperlicher Art ist, eine mehr grobe oder mehr feine Muskelinnervation? (Berufe des Schmiedes, des Schusters, des Schneiders, des Uhrmachers.)

Besteht die Arbeit aus einzelnen Arbeitsvorgängen von längerer oder kürzerer Dauer? (Arbeit des Drehens und des Stanzens.)

Ist die Arbeit zwangsläufig an ein bestimmtes Tempo gebunden oder kann sich der Arbeiter sein Arbeitstempo selbst wählen? (Arbeiten der Spinnerin und der Schneiderin.)

Kommt es bei der Arbeit mehr auf rasche oder auf sorgfältige Verrichtung an? (Massenanfertigung auf der Drehbank und Präzisionsdreherei.)

Erfordert die Arbeit die arbeitstechnische Einfügung in eine Gruppe von Mitarbeitern? (Arbeit im Gruppenakkord.)

Ein verlockendes Problem der psychologischen Berufskunde ist die *Klassifikation der Berufe* nach psychologischen Gesichtspunkten.

PIORKOWSKI[4] hat die Berufe eingeteilt nach Maßgabe der psychischen Fähigkeiten, die darin die Hauptrolle spielen, und zwar a) *unqualifizierte* Berufe,

[1] STERN, W.: Richtlinien für die Methodik der psychologischen Praxis. Beiheft 29 zur Z. angew. Psychol., S. 7.

[2] LIPMANN, O.: Arbeitswissenschaft, S. 15—16. Jena 1926.

[3] Recht gelungene Arbeitsbilder in „Berufsanalysen in Berufspädagogischer Absicht", hrsgeg. v. d. Arbeitsgemeinschaft des Bezirksvereins Leipzig im S. G. V. (Leipzig 1929).

[4] PIORKOWSKI, C.: Beiträge zur psychologischen Methodologie der wirtschaftlichen Berufseignung. Beiheft 11 zur Z. angew. Psychol., 2. Aufl. Leipzig 1919.

bei deren Ausführung also spezielle Fähigkeiten nicht erforderlich sind; b) Berufe, die ganz bestimmte Fähigkeiten voraussetzen, „*spezialisierte*" Berufe (erfordern nur einzelne psychophysische Funktionen); „*mittlere*" Berufe (nötig ein gewisses Maß von allgemeiner Intelligenz, Entfaltung der Fähigkeiten, aber durch festgegebenen Rahmen bestimmt); „*höhere*" Berufe (nicht festgegebener Rahmen, selbständige Entscheidungen). — Zur Kritik dieser Einteilung bemerkt Fr. Baumgarten sehr richtig, daß kein Beruf existiert, der nicht gewisse psychophysische Funktionen benötigte; auch die Abgrenzung von „spezialisierten" und „mittleren" Berufen läßt sich in der Praxis schwer durchführen, da die Grenzen sehr fließend sind.

O. Lipmann[1] unterscheidet höhere, mittlere und niedere Berufe danach, in welchem Grade der den Beruf Ausübende imstande ist, vermittels seiner Intelligenz oder seiner Phantasie seine Berufsleistung *individuell zu gestalten*. Lipmann übernimmt damit nicht die unter den von ihm benutzten Bezeichnungen höher, mittel und nieder übliche Unterscheidung, sondern versucht eine Vertiefung. Er führt aus, daß die Grenzen durchaus nicht vollständig scharf sind und fährt fort: „In der Tat wird der Beruf des Handwerkes, der im allgemeinen wohl zu den mittleren zu zählen ist, sich gelegentlich auch zu den höheren entwickeln lassen, und zwar eben dann, wenn es dem ihn Ausübenden gelingt, seinen Arbeitsprodukten in besonderem Maße seine individuelle Note aufzudrücken, etwa indem er sein Handwerk zu einem ‚Kunst'-Handwerk weiterbildet. Umgekehrt kann auch ein sog. höherer Beruf handwerksmäßig betrieben werden und damit seinen Charakter eines ‚höheren' Berufes verlieren." — Die Lipmannsche Einteilung beruht auf einem etwas unglücklichen Einteilungsgrund. Der Spielraum für individuelle Ausgestaltung des Berufes wird durch die technische Entwicklung seit dem Eindringen der Maschine bis zu den Organisationsprinzipien Taylors und Fords ständig weitgehend verschoben. Außerdem spielt die Art und Weise, in der der Beruf von irgendeinem Träger ausgeübt wird, eine störende Rolle.

Alle die genannten Einteilungen knüpfen sehr eng an die herkömmliche Unterscheidung von höher und niedriger bezahlten Berufen an. Neue Wege geht Fr. Baumgarten[2], indem sie unterscheidet:

1. *Verrichtungsberufe*, wie sie Fabrik- und Landwirtschaftsarbeiter, Handwerker und Beamte nach Anweisungen, Vorschriften, Regeln ausführen;
2. *Gestaltende Berufe*, in welchen Handwerker einen bestimmten Grad von Selbständigkeit äußern können (Modellschneiderinnen, Kunstgewerbler, die Entwürfe machen, usw.);
3. *Leitende Berufe*, in welchen man Dispositionen, Entscheidungen trifft, die die anderen auszuführen haben;
4. *Einwirkungsberufe*, Lehrer, Richter, Verkäufer, Kaufleute, leitende (wobei es sich um die Wirkung auf Untergeordnete — Kinder, Beamte — oder auf seinesgleichen — Kaufleute, das Publikum — handelt);
5. *Schöpferische Berufe*: Wissenschaftler, Künstler, Erfinder, Techniker.

Gerade die Berufe mit vorzugsweise körperlicher Arbeit werden in dieser Einteilung etwas stiefmütterlich behandelt. Baumgarten empfindet das anscheinend auch und unterteilt die erste Gruppe deshalb a) in einseitige und vielseitige Berufsarten, je nachdem es sich um ein und dieselbe oder um mehrere Arbeitsverrichtungen handelt, b) in konstante und veränderliche Arbeitsarten, die außerdem noch c) in regelmäßigen oder unregelmäßigen Zeitabschnitten erfolgen können; ferner werden die Gegenstände, mit denen sich die Berufsarbeit beschäftigt, und die Kräfte (physisch oder geistig), zur Einteilung herangezogen.

Der Grundgedanke dieser Einteilung, daß nicht alles in die Zwangsjacke eines einzelnen Prinzips gepreßt, sondern verschiedene Kennzeichen in den Vordergrund

---

[1] Lipmann, O.: Psychologie der Berufe. Handb. d. vergl. Psychologie von Kafka **2**, 457ff. München 1922.

[2] Baumgarten: Berufseignungsprüfungen, S. 93—94.

gestellt werden, ist zweifellos der Sachlage sehr angemessen. Die Einzeldurchführung läßt jedoch noch viele Verbesserungen zu. (Sind z. B. gestaltende Berufe keine Einwirkungsberufe?) Gruppe 3 erscheint überhaupt überflüssig, usw. Wahrscheinlich wird man zu einem mehrdimensionalen System kommen müssen. Bis zu befriedigenderen Einteilungen wird noch viel Arbeit zu leisten sein, nicht zuletzt auch in der Erforschung der Grundlagen, der Berufstätigkeit selbst.

II. Arbeitseignung.

1. Eignungsfeststellung.

Die Verbesserung der Zuordnung Mensch—Arbeitsplatz hat sowohl unter dem Gesichtspunkt der Produktionssteigerung als auch unter dem Gesichtspunkt der Hebung des Wohlbefindens der Arbeitenden die allergrößte Bedeutung. Es ist daher erfreulich, daß die Arbeitspsychologie sich dieser Aufgabe mit großem Eifer gewidmet hat. Allerdings sind die Bemühungen in dieser Richtung noch nicht sehr alt. Erst 1908 schuf FRANK PARSONS in Boston sein erstes „Bureau of vocational guidance", und 1910 arbeitete HUGO MÜNSTERBERG die ersten psychologischen Eignungsprüfungen aus. Dann vergingen noch mehrere Jahre, ehe die Bestrebungen dieser Pioniere weitere Verbreitung fanden; erst der Weltkrieg, der die äußerste Zweckmäßigkeit bei der Verwendung aller Kräfte verlangte, rief großzügigere Maßnahmen hervor.

Wenn die psychologischen Bemühungen auf diesem Gebiet erst so jung sind, so liegt das nicht nur daran, daß die Wissenschaft sich überhaupt erst relativ spät mit den Problemen der menschlichen Arbeit beschäftigte; auch die Tatsache der Berufs*wahl* ist noch gar nicht so alt. Lange Zeit hindurch gab es für den Sohn keine andere Möglichkeit als den Beruf des Vaters, von der Tochter ganz zu schweigen, die ja heute noch vielfach auf den Hausfrauenberuf angewiesen ist. Auch abgesehen von den besonderen Verhältnissen beim weiblichen Geschlecht ist die Berufswahl heute noch für die Angehörigen verschiedener sozialen Schichten auf mehr oder weniger bestimmte Gruppen von Berufen beschränkt[1].

Vor den wissenschaftlichen Verfahren zur Eignungsfeststellung hat sich die *landläufige Praxis* anderer Verfahren bedient, die allerdings große Mängel haben. So sind[2] *Empfehlungen* oft in ihrem Wert dadurch beeinträchtigt, daß sie erfolgen, um einen Verwandten oder Bekannten unterzubringen, sich jemandem erkenntlich zu zeigen oder andere zu verpflichten. *Zeugnisse über berufliche Tätigkeit* fallen oft zu gut aus, weil man peinliche Situationen vermeiden oder einen unbrauchbaren Angestellten „fortloben" möchte; guten Arbeitern wird dagegen manchmal ein zu schlechtes Zeugnis ausgestellt, weil man sich über ihren Weggang ärgert. Dazu kommt leicht geringe Kenntnis der wahren Leistungen des Beurteilten und oft auch Ungeschicklichkeit in der Menschenbeschreibung, die dazu führt, daß das Zeugnis nichtssagende Phrasen enthält[3]. Die Noten von *Schulzeugnissen* sagen meist ebensowenig, da die Maßstäbe, je nach Niveau der betreffenden Schulklassen und der persönlichen Gleichung des Lehrers, sehr verschieden sind[4]. *Gesuche* der Bewerber täuschen leicht: Es gibt eine besondere Technik für die Abfassung, die vielleicht gerade von tüchtigen Bewerbern nicht gut beherrscht wird. Einzelne Momente, die oft als wesentlich angesehen werden, sind nicht zuverlässig. So ist die Beziehung zwischen *Tüchtigkeit*

---

[1] Vgl. ANNA SIEMSEN: Beruf und Erziehung. Berlin 1926. — DUNKMANN, K.: Die Lehre vom Beruf. Berlin 1922.

[2] Siehe Fr. BAUMGARTEN: Berufseignungsprüfungen, S. 137ff. München 1928.

[3] Vgl. auch GIESE: Handb. Psychotechnischer Eignungsprüfungen, S. 760. Halle 1925.

[4] Vgl. W. DÖRING: Psychologie des Lehrers. Leipzig 1925.

und *Stellungswechsel* keineswegs eindeutig; bei Angestellten von Engrosgeschäften z. B. fand J. B. MINER zwischen Fähigkeit und Dienstdauer eine negative Korrelation; ähnlich auch A. W. KORNHAUSER[1]. Daß bei Arbeitern die Dienstdauer nicht zuverlässigere Anhaltspunkte gibt, machen einige oben (s. Abschnitt „Fließarbeit") angeführte Gesichtspunkte wahrscheinlich.

Viele Fehlerquellen besitzt die *persönliche Unterredung.*

BAUMGARTEN teilt folgenden Versuch WALTER DILL SCOTTS mit: In der American Tobacco Company wurde acht Vorstehern und einem Abteilungsleiter nacheinander dieselbe Aufgabe gestellt, nämlich aus 29 Bewerbern 15 auszulesen, dabei jedem von ihnen einen bestimmten Rang zuzuweisen. Es zeigte sich, daß der eine Bewerber von einem Vorsteher an den 1., von einem zweiten auf den 19. und von einem dritten auf den 22. Platz gestellt wurde. In der Praxis erwies sich dann nach einigen Wochen, daß keiner von den praktisch Tüchtigsten auch nur von einem einzigen Beurteiler als gut bewertet worden war.

Für den *persönlichen Eindruck* ist vielfach Sympathie und Antipathie entscheidend; Gefühle, die häufig durch Nebensächlichkeiten hervorgerufen werden und daher leicht irreleiten[2]. Ferner geben sich manche Bewerber schüchtern oder „nervös", während andere durch die besondere Situation umgekehrt angeregt werden und leistungsfähiger erscheinen, als sie im täglichen Leben sind. Ähnliches gilt für *Probearbeiten und Probezeiten.* Probearbeiten verbieten sich außerdem aus wirtschaftlichen Gründen oder bedeuten nur eine letzte Sicherung, der die eigentliche Auswahl schon vorausgegangen ist.

Man wird zustimmen: Die landläufigen Verfahren sind stark verbesserungsbedürftig. Man kann die Verbesserungsmöglichkeiten nur in *zwei Richtungen* suchen: in einem *Ausbau dieser landläufigen Verfahren* oder in der Hinzunahme von neuen Methoden, von besonderen *Berufseignungsprüfungen.*

Was die *erste Richtung* angeht, so hat man besonders das Urteil der *Schule* über die ins Erwerbsleben zu entlassenden Schüler zu verfeinern gesucht. Das geschah zunächst dadurch, daß man den Lehrern Beobachtungsschemata zum Ausfüllen gab, weil man annahm, es komme in erster Linie auf eine besonders vollständige Erfassung aller Seiten der Schülerpersönlichkeit an. Auf der anderen Seite wurde aber geltend gemacht, daß die Ganzheit an der Persönlichkeit, in der meist gerade das Charakteristische steckt, auf diese Weise vernachlässigt wird; der Lehrer könne sich nicht „einfühlen"[3]. H. v. BRACKEN[4] konnte durch Versuche zeigen, daß die freien Beschreibungen eine weit bessere Erfassung der Gesamtstruktur und eine hohe Ergänzbarkeit der nichtbeschriebenen Züge gewährleisten als schematische Fragebogen. WILLIAM STERN hat dagegen eingewandt, daß die meisten Lehrer nicht zu einer richtigen Darstellung der Kinderpersönlichkeit in Form einer freien Beschreibung in der Lage seien[5]. Noch weiter ging früher schon W. MOEDE[6]. Daß der STERNsche Einwand eine gewisse Berechtigung hat, kann nicht bestritten werden; man wird aber fordern müssen, daß die *Lehrer* in dieser Hinsicht *besser vorgebildet* werden, eine Forderung, die etwa in Deutschland und Österreich bei der Akademisierung auch der Volksschullehrerbildung nicht utopisch sein dürfte. Gute Beobachtungsanleitungen[7] werden dabei ihren Wert nicht verlieren, besonders für Anfänger. Die angedeutete

[1] BAUMGARTEN, FR.: Berufseignungsprüfungen, S. 138. München und Berlin 1928.

[2] Vgl. W. ENGELMANN: Zur Psychologie des ersten Blickes. Industr. Psychotechn. **5**, H. 10 (1928).

[3] Vgl. u. a. W. HISCHE: Von der Grundschule zur höheren Schule. Halle 1926.

[4] v. BRACKEN: Persönlichkeitserfassung auf Grund von Persönlichkeitsbeschreibungen. Langensalza 1925.

[5] STERN, W.: Intelligenz der Kinder und Jugendlichen. 4. Aufl., S. 421. Leipzig 1928.

[6] MOEDE, W.: Frage- und Beobachtungsbogen in der praktischen Psychologie **4**, 129ff. (1923).

[7] Vgl. z. B. M. MUCHOW: Anleitung zur psychologischen Beobachtung von Schulkindern. 6. Aufl. Leipzig 1926.

bessere Schulung hätte vor allen Dingen dafür zu sorgen, daß die zahlreichen Fehlerquellen der Beobachtung, die uns durch LANGELÜDDEKE[1], W. O. DÖRING[2], W. PETERS[3], R. ARNHEIM[4] u. a. bekanntgeworden sind, weitgehend ausgeschaltet werden. Dazu wäre die Ausbildung einer Beobachtungstechnik notwendig, zu der sich erste Anfänge schon in der Literatur finden[5]. Weiter als in der Literatur scheint man in der Praxis einiger Institute zu sein.

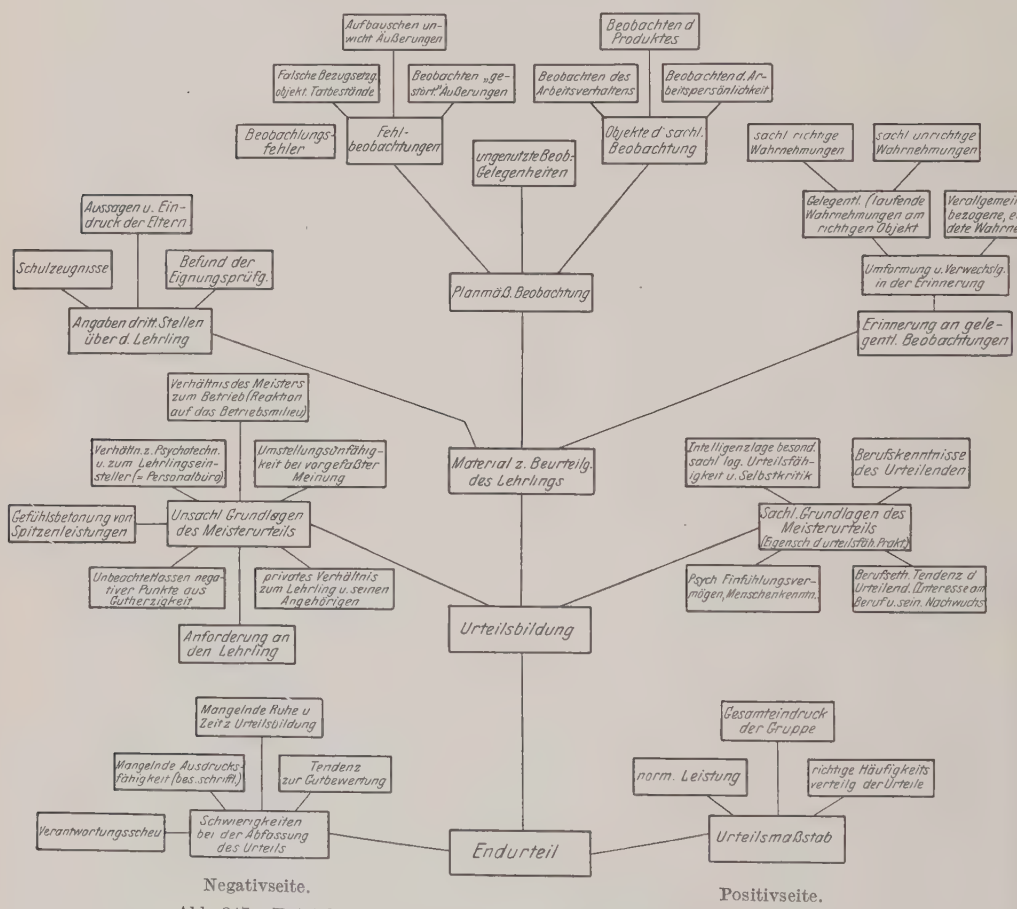


Abb. 247. Entstehung des Praktikerurteils. (Nach BRAMESFELD und EBERLE.)

Neben dem Lehrerurteil kann man auch das Urteil desjenigen, der über Leistungen im *Betriebe* Urteile abzugeben hat, verbessern. BRAMESFELD und EBERLE[6] haben das Praktikerurteil einer Analyse unterzogen.

---

[1] LANGELÜDDEKE: Z. angew. Psychol. **20**, 297ff.

[2] DÖRING, W. O.: Psychologie des Lehrers. Leipzig 1925.

[3] PETERS, W.: Personelle Beurteilung nach der praktischen Lebenseignung, psychologischer Teil. In BRUGSCH-LEWY: Biologie der Person **4**, 285ff. (1929).

[4] ARNHEIM, R.: Psychol. Forschg **11**, 2ff. (1928).

[5] Vgl. z. B. A. LASURSKY: Über das Studium der Individualität. Leipzig 1912. — POPPELREUTER, W.: Methodische Richtlinien zur praktisch-psychologischen Begutachtung. Leipzig 1923. — BOGEN, H.: Die Schülerbeobachtung im Dienste der Berufsberatung. Z. pädag. Psychol. **27**, 305 (1926). — v. BRACKEN: Der erste Eindruck. Aufbau **2**, H. 4 (1929).

[6] BRAMESFELD u. EBERLE: Zur Psychologie des Praktikerurteils. Industr. Psychotechn. **4**, 302ff. (1927).

Aus dieser Analyse zogen die Verfasser für unser Problem die Folgerung, das Urteil des Praktikers sei stets in „aufgespaltener", zergliederter Form einzuholen. Sicherlich wird das für die Wirtschaftspraktiker, die man häufig nicht mit einer besonderen psychologischen Schulung belasten kann, die einzige Möglichkeit sein, wenn auch mehr zu wünschen wäre (vgl. oben).

Nicht nur bei der Entlassung, sondern auch bei der Einstellung müssen Urteile gefällt werden. Es wäre zu überlegen, ob man hier nicht in *der* Weise mit dem Grundsatz „Der rechte Mann an den rechten Platz" Ernst machte, daß man sich die Persönlichkeiten, die über die Einstellung entscheiden, nach ihrer Menschenkenntnis besonders auswählte. GIESE[1] hat zu diesem Zweck eine interessante Probe ausgedacht.

Man gibt der Vp. 10 Karten, von denen jede eine Photographie nebst einem guten Zeugnisauszug mit ganz allgemeinen Arbeitsurteilen („zufriedenstellend", „fleißig", „sehr tüchtig") enthält. Die Vp. soll nun auf Grund dieser Karten eine Dame für einen Modesalon auswählen, wo sie elegante Roben vorzuführen hat. Die Karten enthalten folgende Personalien:

1. Photo zeigt gesundes, angenehmes Gesicht. Zeugnisse, Gesundheit vortrefflich. Körpergröße 1,45 m.
2. Angenehmes Äußere und gute Zeugnisse. Bei Vorbildung steht nur ein Vermerk, daß die Anwärterin in Fürsorgeerziehung war und Prostitution trieb.
3. Alle Befunde angemessen. Trägt wegen starker Kurzsichtigkeit eine häßliche Hornbrille.
4. Obwohl Zeugnisse usw. gut, deutet jedoch der Gesamtbefund auf epileptische Anfälle hin.
5. Zeigt (zur Zeit der Ausarbeitung der Probe) befremdliche Tituskopffigur, Zeugnisse usw. gut.
6. Zeugnisse usw. befriedigend. War vorbestraft wegen versuchten Mordes am eigenen unehelichen Kind.
7. Alles mittelmäßig. Hat eine schiefe Schulter.
8. Normale Befunde. Alter 47 Jahre.
9. Hübsches Gesicht. Befriedigende Zeugnisse, aus denen jedoch hervorgeht, daß Betreffende den Stellenwechsel liebt.
10. Gute Zeugnisse. Die Dame wird, wie aus den Papieren hervorgeht, öfters krank.

Auf Grund der Karten sollte als die Geeignetste Nr. 5 gewählt werden. Schneller Entschluß (Messung mit Stoppuhr) und richtige Wahl sind dann nach GIESE ein Beweis der Menschenkenntnis. Es ist allerdings wahrscheinlich, daß die Menschenkenntnis für Schwerarbeiter nicht ohne weiteres in einer Person mit der Menschenkenntnis, die zur Auswahl von Vorführdamen erforderlich ist, vereinigt zu sein braucht. Weiter ist wohl die Menschenkenntnis sehr stark *übbar*; es wäre deshalb sicher noch besser, für Fortbildung in dieser Richtung zu sorgen.

Verbessern läßt sich ferner die Technik der *Unterredung* mit dem Bewerber. LINK[2] führt eine Zusammenstellung von Fragen an, die in einigen amerikanischen Betrieben dem Vorgesetzten Gesichtspunkte für die Unterredung geben soll, ohne daß sie dem Bewerber zu Gesicht kommt. Da heißt es z. B.:

Arbeitsbereitschaft: Frühere Zeugnisse gut ... Wünscht diese Art Arbeit zu verrichten ... Passiv ... Hat andere Arbeitsarten ausprobiert ... Ungenügend ...

Arbeitstreue: Spricht von allen seinen früheren Vorgesetzten gut ... minder gut ... schlecht ...

Streben nach Weiterbildung: Fortbildungsschule ... andere Studien ... Ehrgeiz ...

In dieser Richtung liegen zweifellos Möglichkeiten, wenn man auch über den Wert einzelner zitierter Fragen verschiedener Ansicht sein kann.

Immer mehr wird jetzt das Verfahren angewandt, dem *Bewerber selbst einen Fragebogen* mit den verschiedensten Fragen vorzulegen. Diese Fragebogen ersetzen dann das Anstellungsgesuch. Sie haben zweifellos den Vorteil, daß sie dem Anstellenden den Überblick erleichtern, da jetzt an alle Bewerber die gleichen

---

[1] GIESE: Handb. psychotechn. Eignungsprüfungen. Halle 1925.
[2] LINK-WITTE: Eignungspsychologie, S. 114. München 1922.

Fragen gerichtet werden. Natürlich hängt fast alles von der richtigen Auswahl der Fragen ab. Es kommt vor, daß eine eingehende Kenntnisprüfung mit diesen Fragen durchgeführt werden soll (so stellte EDISON den Bewerbern für Werkinspektorenposten über 100 Fragen folgender Art: Aus welchem Holz werden Petroleumfässer gemacht? Wer ist der Komponist von Troubadour? Von welchem Teile des nordatlandischen Ozeans bekommen wir Stockfisch?). Häufig wird auch mit solchen Fragebogen eine Art Gesinnungsprüfung versucht (politische und gewerkschaftliche Organisation, Kirchenzugehörigkeit usw.). Es liegt auf der Hand, daß die Gesinnungsprüfung häufig zu Reibungen führt; daß ferner Kenntnisprüfungen von der Art des EDISONschen Fragebogens wenig für die Leistungsfähigkeit besagen, ist oft festgestellt worden[1].

Vielfach sind Beziehungen zwischen leicht zu beobachtenden *körperlichen Merkmalen* und Berufseignung behauptet worden. Nachprüfungen haben derartige Beziehungen aber bisher noch nicht bestätigen können. So fand v. BRACKEN keine Korrelation zwischen Berufstüchtigkeit von Schlosserlehrlingen und ihren Körpermaßen $\left(\text{Gewicht, Körperlänge, Zentimetergewicht nach QUETELET, ROHRERscher Index} - \frac{\text{Gewicht}}{\text{Länge}^3}\right)$. Auch für die KRETSCHMERschen Körperbautypen ergab sich, im Gegensatz zu Gedankengängen C. COERPERS[2], keine Beziehung, wie die folgende Aufstellung zeigt:

Körperbautyp und Berufstüchtigkeit bei Schlosserlehrlingen.

	Körperbautyp (nach KRETSCHMER)		Berufstüchtigkeit	
	Anzahl der Lehrlinge	Prozentsatz der Gesamtzahl	Durchschnittlicher Rangplatz	Höchster und niedrigster Rangplatz
Leptosom	19	43,2 %	20	1—42
Athletisch	7	15,9 %	17	3—31
Pyknisch	9	20,45 %	26	8—44
Mischformen und Sondertypen	9	20,45 %	33	19—43

Die durchschnittlichen Rangplätze sind also bei allen Körperbautypen nahezu gleich und fallen nur bei der Restgruppe etwas heraus.

Ferner hat man die *Graphologie* in den Dienst der Eignungsfeststellung gestellt. Der Ausbau, den sie durch die Arbeiten von L. KLAGES und R. SAUDEK[3] erfahren hat, gibt ein gewisses Recht dazu. Neuerdings haben auch Nachprüfungen[4] und selbständige Weiterführungen[5] diese Ansicht bestätigt. Allerdings hat die graphologische Eignungsfeststellung ihre Grenzen: Sie betrifft in der Hauptsache direkt nur einige Seiten des *Charakters* (im engeren Sinne) und ist für das übrige auf Kombinationen angewiesen. Außerdem sind die wirklich guten Graphologen nicht sehr zahlreich und keineswegs leicht zu ermitteln. Ferner ist das Problem, ob auch weniger „ausgeschriebene" Handschriften zuverlässige Ergebnisse gewährleisten, noch nicht befriedigend gelöst, und gerade bei der Eignung

[1] Vgl. z. B. W. STERN: Intelligenz der Kinder und Jugendlichen (4. Aufl.) 72 ff. Leipzig 1928.

[2] Hierzu C. COERPER: Personelle Beurteilung nach der praktischen Lebenseignung, körperlicher Teil. In BRUGSCH-LEWY: Biologie der Person **4**, 235 ff. — Die Untersuchungen, die v. BRACKEN im Sozialhygienischen Untersuchungsamt Frankfurt a. M. (Leiter: Medizinalrat Dr. ASCHER) durchführte, sind noch nicht veröffentlicht.

[3] Vgl. z. B. L. KLAGES: Handschrift und Charakter. 10. Aufl. Leipzig 1927. — SAUDEK, R.: Experimentelle Graphologie. Berlin 1929.

[4] SCHORN, M.: Untersuchungen zur Kritik von graphologischen Gutachten. Industr. Psychotechn. **4**, H. 12. — SEESEMANN, K.: Bewährungskontrolle graphologischer Gutachten. Industr. Psychotechn. **6**, 104 ff. (1929).

[5] HALL, M.: Die Schriftbeurteilung als Methode der Berufsauslese. Psychotechn. Z. **3**, 65 ff. (1928).

für körperliche Arbeit haben wir es meist mit solchen Handschriften zu tun. Endlich sind beachtenswerte Täuschungsmöglichkeiten da; es gibt schon Institute, die Bewerbungsschreiben liefern, in deren Schriftzügen die berufswichtigen Eigenschaften zum Ausdruck kommen[1].

Wenn wir zusammenfassend überblicken, was zur Verbesserung der landläufigenAuslesemethoden selbst geschehen ist, so müssen wir gestehen, daß ein endgültiges Urteil noch nicht gefällt werden kann. Die Dinge sind noch zu sehr im Fluß. Allerdings darf man die Vermutung aussprechen, daß dieser elastischere Weg zur Verbesserung der Eignungsauswahl in Zukunft stärker berücksichtigt werden wird als bisher, nachdem man die Grenzen der Berufseignungsprüfungen immer mehr zu sehen beginnt.

Die *Berufseignungsprüfungen* haben im letzten Jahrzehnt durchaus im Vordergrund des Interesses gestanden. Es ist ja auch verständlich, daß man zunächst diese schärfste Antithese zur naiven Menschenbeurteilung pflegte, die durch die Entwicklung der psychologischen Wissenschaft zudem besonders nahegelegt war.

Grundlage der Berufseignungsprüfungen sind die Prüfexperimente oder Teste. Es handelt sich dabei um scharfumschriebene Aufgabestellungen, die zur Bekundung einer bestimmten psychischen Beschaffenheit führen sollen, um „psychische Stichproben". Solche psychischen Stichproben sind an sich uralt (vgl. z. B. den „Gordischen Knoten"!); von Fr. Galton, Mc Cattell, C. Rieger, Guicciardi, Ferrari u. a. wurden sie in die psychologische Forschung eingeführt, wo sie seit etwa 2 Jahrzehnten eine größere Rolle spielen. Heute besitzen wir eine große Zahl von mehr oder weniger wissenschaftlich durchgearbeiteten Prüfexperimenten. Man kann sie einteilen in stumme, verbale, schriftliche und apparative, oder freie, alternative und gebundene (nach Art der Reaktion) oder Individual- und Gruppentests (nach Anzahl der Personen, die auf einmal geprüft werden) usw.

Um die Berufseignung eines Individuums festzustellen, kommt man in der Regel nicht mit einem Test aus; man benutzt vielmehr Testserien. Große Verbreitung hat das *Prüfsystem für Industrielehrlinge* von W. Moede erlangt[2], das 1918/19 ausgearbeitet und seitdem vielfach verbessert wurde. Wir geben hier die ursprüngliche Form wieder:

A. *Sinnestüchtigkeit.*

a) *Augenmaß*, z. B. Linien teilen oder dritteln, Mittelpunkt eines Kreises oder Vierecks angeben, am „Winkelschätzer" einen bestimmten Winkel in verschiedenen Raumlagen einstellen; einen passenden Bolzen für eine gegebene Ringmutter aussuchen.

b) *Gelenkgefühl*: Am „Gelenkprüfer" (Abb. 6a) nach dem Gedächtnis einen bestimmten Federdruck einstellen. Ein kleinerer Apparat nach demselben Prinzip prüft das Feingefühl der Finger. Ferner Abwägen von Gewichten mit der Hand.

c) *Empfindlichkeit der Hautoberfläche*: Klötzchen, deren Oberfläche verschieden glatt ist, der Glätte nach ordnen; verschieden dicke Plättchen durch Betasten ordnen; am „Tastsinnprüfer" zwei Ringplatten auf genau die gleiche Höhe bringen — ein Finger der rechten Hand kontrolliert.

B. *Raum- und Zeitauffassung.*

a) *Unmittelbare Raumanschauung*: Teilung von „Rybakow-Figuren" durch einen Schnitt derart, daß durch Versetzen des abgeschnittenen Stückes ein Quadrat entsteht.

b) *Räumliche Kombination*: Eine Reihe von Teilstücken soll in Gedanken zu einem Rechteck od. ähnl. zusammengesetzt werden.

c) *Mittelbare Raumanschauung*: Zu gegebenen perspektivischen Zeichnungen auf einer Tafel die zugehörigen Werkzeichnungen suchen, oder zu einer Werkzeichnung ein Werkstück und umgekehrt.

---

[1] Vgl. Berl. Tageblatt vom 27. Nov. 1928, Nr 560.

[2] Moede, W.: Die psychotechnische Eignungsprüfung des industriellen Lehrlings. Prakt. Psychol. **1**, 6ff., 65ff. (1919/20).

d) *Zeitschätzung*: Ausgleichen der Geschwindigkeit von zwei rotierenden Wellen des „Geschwindigkeitsmessers".

C. *Aufmerksamkeit und Auftragserledigung.*

a) *Einfache Aufmerksamkeitsakte*: Lesen von Worten verschiedener Länge und Schriftgröße am Tachistoskop.

b) *Konzentration*: Durchstreichen bestimmter Buchstaben in einem gedruckten Text; zu einem gegebenen Wort andere Worte nennen, die bestimmten Bedingungen entsprechen.

c) *Aufmerksamkeitsverteilung*: Auf bestimmte Reize (z. B. Aufleuchten farbiger Glühbirnen, Klopftöne in einem Motorgeräusch, Schreckreiz) in vorgeschriebener Weise reagieren bzw. nicht reagieren.

d) *Auftragserledigung*: Zettel mit fünf bis zehn Aufträgen erledigen (z. B. „Stelle den Leimtiegel auf den Schreibmaschinentisch!").

D. *Willensanalyse.*

a) *Impulsbereitschaft*: Aufhalten einer Kugel, die eine schiefe Bahn herabrollt, an einem bezeichneten Punkt (Universalreaktionsmesser).

b) *Beherrschung der Impulsstärke*: Zwei Hammerschläge mit gleicher Wucht auf den Anschlagsblock des „Impulsmessers" (Abb. 6b).

c) *Zielsicherheit*: Am „Tremometer" mit einem Stift Öffnungen verschiedener Größe treffen; mit einem spitzen Hammer mehrere Male denselben Punkt treffen.

d) *Handruhe*: Mit einem Stift Schlitze verschiedener Form am „Tremometer" nachfahren, ohne die Wandungen zu berühren.

e) *Ermüdung*: Zusammendrücken der Handgriffe eines Energographen in bestimmtem Rhythmus, darauf möglichst schnelles Punktieren mit einem Stift auf eine leitende Platte.

f) *Anregbarkeit durch Wettarbeit*: Derselbe Versuch mit zwei Vp.

g) *Lernfähigkeit für einfache Zuordnungen*: Auf bestimmte Reize mit bestimmten Bewegungen reagieren. Nachfahren von Zeichnungen an einem dem Drehbanksupport nachgebildeten Zweihandprüfer (Abb. 6c). Figuren freihändig oder mit Zange aus Draht nachbiegen u. ähnl.

E. *Denkprozesse und technisch-konstruktive Begabung.*

a) *Allgemeine Denkprozesse*: Wiedergabe des Wesentlichen eines eingeprägten Textes.

b) *Technisches Verständnis*: Analyse von verwickelten Bewegungen, z. B. um wieviel Zähne verschiebt sich die untere Leiste der Vorlage (Abb. 6d) nach rechts, wenn das Zahnrad eine halbe Umdrehung macht? — Verständnis technischer Synthese, z. B. was tritt ein, wenn immer mehr Wasser durch die Öffnung des abgebildeten Kessels (Abb. 6e) einströmt?

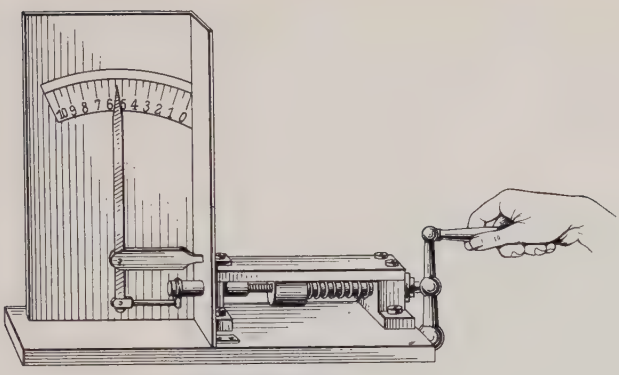
c) *Technische Urteilsfähigkeit*: Beurteilung der Zweckmäßigkeit bzw. Unmöglichkeit technischer Einrichtungen, z. B. bei dem abgebildeten Wasserrad (Abb. 6f).

d) *Selbständige technische Kombination*: Ergänzung von fehlenden Teilen einer technischen Vorrichtung; Konstruktion aus gegebenen Teilen.

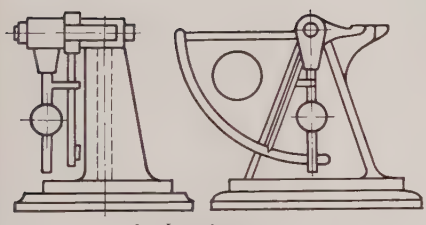
Die Leistungen werden nach Größe bzw. Anzahl der Fehler und Zeitdauer beurteilt. Die erhaltenen Werte werden in einer Eigenschaftskurve eingetragen, mit denen Eigenschaftskurven für die verschiedenen Berufe verglichen werden, um die Berufseignung festzustellen. Beobachtungen und Fragen, ferner Auskünfte der Schule, ergänzen das Bild in bezug auf die inneren Prozesse und das Charakterologische.

In zweifacher Hinsicht ist von MOEDE eine gute *Bewährung* seines Prüfsystems festgestellt worden: Erstens zeigten seine Versuche eine hinreichend große Streuung, und zweitens ergab eine Nachprüfung von Lehrlingen der A.E.G.-Werkschule Brunnenstraße, daß eine Rangreihe auf Grund der Werkstatt- und Schulleistungen gut mit einer Rangreihe, die auf Grund des Gesamtdurchschnitts der Prüfleistungen aufgestellt war, übereinstimmte (mittlere Rangverschiebung bei zwei Gruppen von je 10 Lehrlingen 1,7 bzw. 1,6[1]). Allerdings ergaben sich die Rangplätze für die Leistungen in Werkstatt und Schule auf Grund eines Durchschnitts von 4 Rangplätzen, unter denen die eigentlichen Werkstattleistungen nur *einen* Faktor [neben a) Berufskunde und Rechnen, b) Zeichnen und c) Turnen] bilden. Zu kritisieren ist auch, daß nur Rangreihen verglichen wurden und nicht Eigenschaftskurven; allerdings liegen bei der Aufstellung von Eigenschaftskurven seitens einer Werkschule erhebliche Schwierigkeiten vor (s. oben).

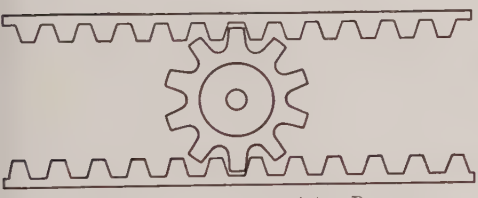
[1] Später sind umfangreichere Bewährungsuntersuchungen vorgenommen worden — COUVÉ spricht von 12000 Personen [Industr. Psychotechn. **6**, 78 (1929)].



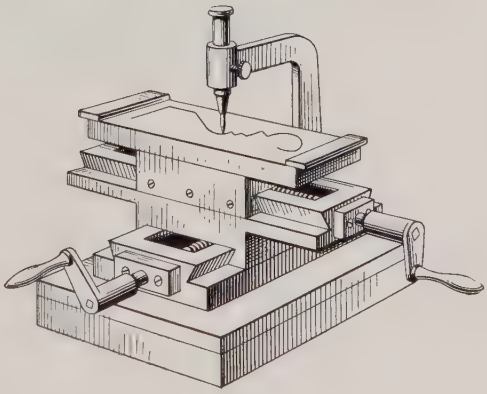
a. Gelenkprüfer.



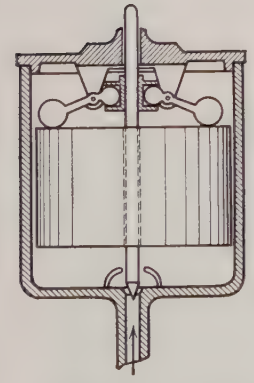
b. Impulsmesser.



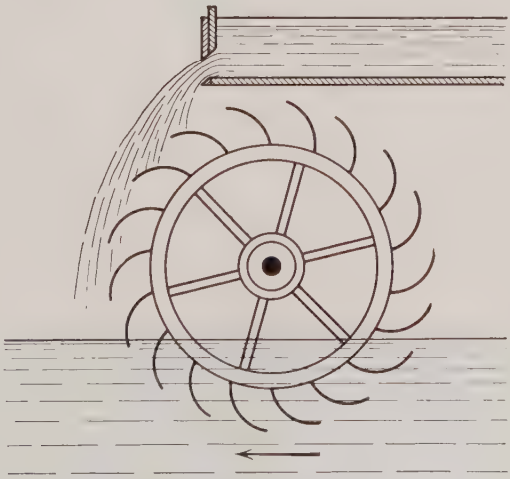
d. Analyse einer zusammengesetzten Bewegung.



c. Zweihandprüfer.



e. Technisches Verständnis.



f. Beurteilung technischer Anlagen.

Abb. 248 a—f. Apparate und Proben zur Eignungsprüfung für Industrielehrlinge. (Nach W. Moede.)

So kann man von einer festgestellten Bewährung also eigentlich nur für Zwecke der „*Konkurrenzauslese*" (POPPELREUTER) reden, d. h. einer Auslese, die unter einer Schar von Anwärtern diejenigen, die sich überhaupt am besten eignen, aussuchen soll. Und auch da war die Bewährung nicht hundertprozentig. Es zeigten sich ferner Mängel an einzelnen Apparaten (je langsamer man z. B. beim Zielhammerversuch schlägt, um so leichter ist es, den Zielpunkt zu treffen). Kein Wunder, daß das beschriebene Prüfsystem von MOEDE und seinen Schülern seitdem immer wieder verbessert wurde und daß auch zahlreiche andere Systeme in den verschiedensten Ländern konstruiert worden sind.

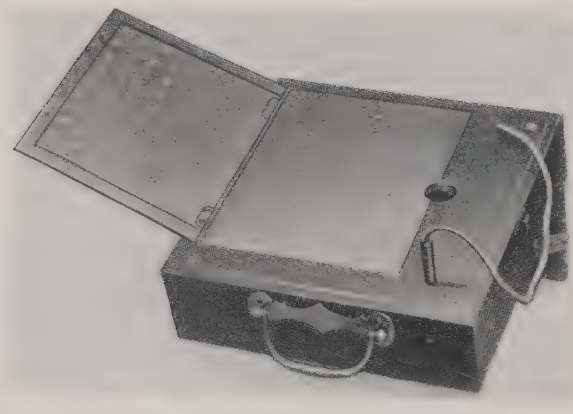


Abb. 249. Tremometer nach CHRISTIAENS. (Aus BAUMGARTEN: Die Berufseignungsprüfungen.)

Wir greifen hier das System von O. DECROLY[1] (Brüssel) heraus.

A. *Aufmerksamkeit.* a) Durchstreichtest. b) KRAEPELINsche Ziffernreihen addieren.

B. *Motorische Proben.* a) Schnelligkeit — mit einem Finger möglichst schnell hintereinander auf den Knopf einer Zähluhr drücken. b) Ausdauer — dieselbe Probe längere Zeit. c) Unterschiedsschwelle der Bewegungswahrnehmung — mit Hilfe des Fadenreiters von MICHOTTE. d) Motorische Aufmerksamkeit — Nachmachen von Bewegungen an demselben Apparat. e) Handgeschicklichkeit: Stift in die etwa 80 Lochungen des Tremometers von CHRISTIAENS (Abb. 249) einführen. f) Vergleich von Gewichten. g) Augenmaß: Linien dritteln, vierteln und fünfteln.

C. *Räumliche Vorstellung.* Ausschneidetest von BINET: Welche Figuren ergeben sich aus kleinen Ausschnitten eines zusammengefalteten Blattes beim Auseinanderfalten? — Charkow-Test: Reihen von Zeichnungen fortsetzen (Abb. 250).

D. *Nichtsprachliche Intelligenz.* Bilder, die in logischen Beziehungen stehen, zuordnen. — Ähnlichkeiten auf Abbildungen nach MYERS feststellen.

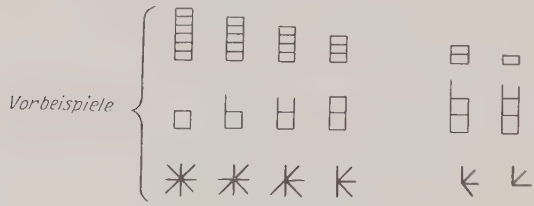


Abb. 250. Charkow-Test.

E. *Praktische Intelligenz.* Kasten mit sehr komplizierten Verschlüssen öffnen (Abb. 251); Teile eines kleinen Regulators ergänzen.

F. *Allgemeine Intelligenz.* 71 Fragen beantworten (nach THURSTONE-MIRA).

Das System DECROLY legt weniger Wert auf die Sinnestüchtigkeit, als das bei MOEDE der Fall ist. In deutschen Bewährungsuntersuchungen hat sich inzwischen diese Vernachlässigung als sehr berechtigt herausgestellt[2]. Bei der Bewährungsuntersuchung DECROLYS schnitten — übrigens in Übereinstimmung mit der Arbeit HILDEBRANDTS —

[1] DECROLY, O.: Examen psychologique des élèves d'une école de mécanique. Bull. ritm. de l'Office Intercomm. pour l'Orientation prof. **5**, Nr 20, 1ff. (1925).

[2] Vgl. z. B. HILDEBRANDT: Beiträge zur Methodik und Praxis der psychotechnischen Eignungsprüfungen bei der Firma A. Borsig-Tegel. Psychotechn. Z. **1**, 53. — BRAMESFELD u. TAUBENECK: Erfolgskontrollen über psychotechnische Eignungsprüfungen. Industr. Psychotechn. **4**, 327, 331 (1927).

die Proben der *allgemeinen technischen Intelligenz* und des *räumlichen Vorstellens* am besten ab. Daraus ergibt sich die Notwendigkeit, die Prüfungsmethoden für diese Funktionen besonders auszubauen.

H. Rupp[1] hat sich besonders mit dem *räumlichen Vorstellen* beschäftigt. Hier einige von den Verfahren, die er in den Siemens-Schuckert-Werken, Berlin, anwandte:

Abwicklungsprobe: Die Oberfläche von perspektivisch dargestellten Körpern (Abb. 252) soll so gezeichnet werden, als ob sie in einer Ebene ausgebreitet wäre.

Muster fortsetzen: Begonnene Muster unmittelbar anschließend weiter zeichnen.

Zusammensetzen: Jede Gruppe von Stücken verkleinert in ein zugehöriges Quadrat bzw. Rechteck so einzeichnen, daß kein Platz freibleibt (Abb. 253 und 254).

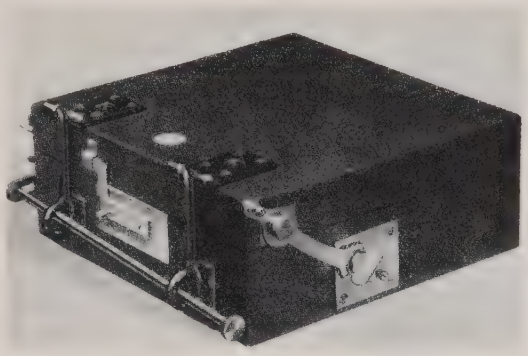


Abb. 251. Kasten mit komplizierten Verschlüssen. (Nach Decroly.)

Falten: Papierblättchen nach einem Muster falten, das aber selbst nicht aufgefaltet werden darf.

Rupp[2] ist den Funktionen, die bei diesen Tests in Frage kommen, näher nachgegangen. Er fand, daß es sich um eine ganz besondere Fähigkeit handelt: man muß aus dem optisch gegebenen Ganzen einen Teil vorstellungsmäßig herauslösen und seine Stellung in diesem Ganzen erfassen. „Optische Analyse" oder „räumliche Klarheit" ist diese Fähigkeit von Rupp genannt worden.

Ein Mangel der Ruppschen Proben liegt darin, daß die Auswertung größtenteils durch Schätzung erfolgt. Wenn Rupp auch dafür Beispiele gibt, für *alle* Fälle geben die Beispiele nicht genügende Sicherheit. Vielleicht würde eine qualitative Analyse statt der bisherigen Staffelung weiterführen. Außerdem ist die Ausführung der Proben in einem für alle Prüflinge gleichen, relativ kurzen Zeitabschnitt ungünstig: das individuelle Arbeitstempo spielt bei der Lösung eine zu große Rolle. Ferner sind die Proben etwas abstrakt; Prüflinge, deren geometrische Vorbildung gering ist, sind etwas zu sehr im Nachteil. Mit diesen kritischen Ausführungen soll aber nicht der große Wert der Ruppschen Arbeit bestritten werden; seine Proben sind zweifellos ein großer Fortschritt der Prüfmethodik.

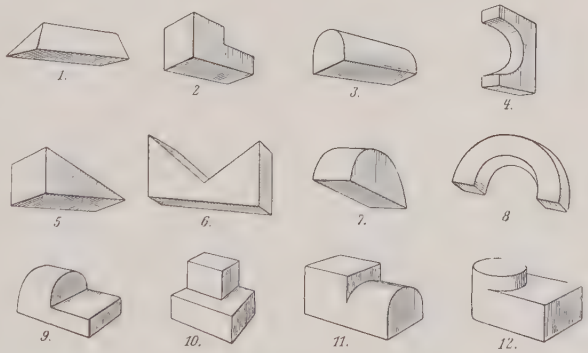


Abb. 252. Abwicklungsprobe. (Nach Rupp.)

[1] Rupp, H.: Psychotechn. Z. **1**, 54f. (1925/26).
[2] Rupp: Über optische Analyse. Psychol. Forschg **4**, 262ff. (1923).

Die *Intelligenz* und die Methoden ihrer Prüfung sind unter pädagogisch-psychologischen Gesichtspunkten weitgehend erforscht worden. „Intelligenz ist die Fähigkeit, sich unter zweckmäßiger Verfügung über Denkmittel auf neue Forderungen einzustellen", definiert W. STERN[1]. Es handelt sich also bei Intelligenzleistungen um die Bewältigung *neuer* Anforderungen; damit trennt STERN die Intelligenz vom Gedächtnis. Wenn von *Forderungen* die Rede ist, dann darf dieser Begriff nicht zu eng gefaßt werden; z. B. gerade das *Vorwegnehmen* von Forderungen charakterisiert den intelligenten Menschen. Die Verfügung über Denkmittel braucht nicht *bewußt* zu geschehen; W. PETERS[2] hat einmal treffend angedeutet, daß oft der weniger Intelligente erst denkend erarbeiten muß, was dem Intelligenten die Erfassung der Situation augenblicklich zuträgt. Wenn in der STERNschen Definition von „der" Intelligenz gesprochen wird, dann ist damit eine bestimmte Stellung eingenommen zu der Streitfrage, ob es eine einheitliche Intelligenz oder eine Reihe von mehr oder weniger verschiedenen „Intelligenzen" (LIPMANN) gebe, und zwar in Richtung der Einheitlichkeit. Aber auch STERN ist sich bewußt, daß diese Einheitlichkeit nicht überschätzt werden darf: es gibt zwar ein geistiges Gesamtniveau der Persönlichkeit, aber dieses Niveau kann nicht mit einer ebenen Fläche verglichen werden, sondern ist vielmehr gleichsam durch Berge und Täler in mannigfacher Weise modelliert Je älter der Mensch wird, um so stärker tritt die Modellierung hervor. Man kann sich daher z. B. schon bei den Vierzehnjährigen nicht mit einer Prüfung des allgemeinen Intelligenzniveaus begnügen, sondern muß auch die Besonderheiten der Modellierung bei dem Prüfling zu erfassen suchen.

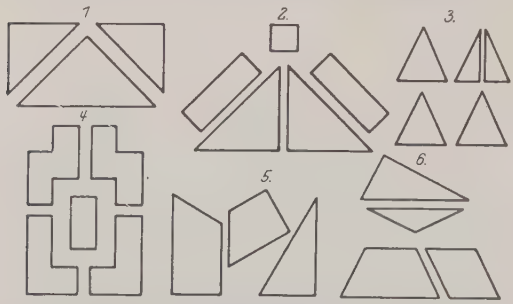


Abb. 253. Stücke zur Zusammensetzprobe, nach RUPP. (Die zugehörigen Quadrate und Rechtecke Abb. 254).

Für die riesige Zahl der Verfahren zur Prüfung der theoretischen Intelligenz muß auf die betreffende Literatur verwiesen werden; hier nur noch einige Worte über die *praktische Intelligenz* und ihre Untersuchung.

Von der theoretischen (nach STERN „gnostischen") Intelligenz unterscheidet sich die praktische Intelligenz dadurch, daß Denkprozesse nur als Mittel und nicht als Ergebnisse vorschweben. Andererseits muß die praktische Intelligenz von der bloßen Geschicklichkeit unterschieden werden, die nicht immer Neuleistungen und überhaupt nicht Denkleistungen (im strengeren Sinne) erfordert[3].

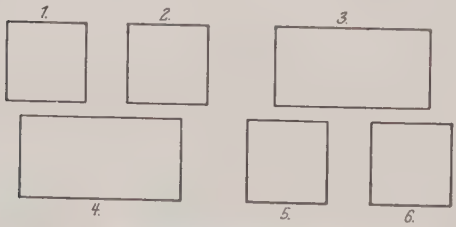


Abb. 254. Quadrate und Rechtecke zur Zusammensetzprobe nach RUPP.

Von neueren Prüfmethoden ist zunächst der von H. BOGEN konstruierte „Käfig" zu erwähnen, der durch WOLFGANG KÖHLERS berühmte Intelligenzuntersuchungen an Anthropoiden angeregt wurde. Er besteht aus einem ver-

[1] STERN, W.: Intelligenz der Kinder und Jugendlichen, S. 344. Leipzig 1928.
[2] PETERS, W.: Das Intelligenzproblem und die Intelligenzforschung. Z. Psychol. **89**, 1—37 (1922).
[3] STERN: Intelligenz der Kinder und Jugendlichen, S. 379. Leipzig 1928.

gitterten Holzgestell in der Größe einer kleinen Kiste. Durch Zwischenwände mit kleinen Durchlässen ist der Käfig in mehrere Teile geteilt; der Boden des Käfigs besteht zum Teil aus schiefen Ebenen. Der Prüfling, der vor dem Käfig steht, hat die Aufgabe, einen im Gestell befindlichen Holzball durch mehrere Durchlässe hindurch und gegen die schiefen Ebenen bis zu einem rückwärtigen Ausgang zu bringen, so daß er dann die in dem Ball befindliche Schokolade herausnehmen kann. Charakteristisch für den Prüfling ist dabei die Wahl des richtigen Werkzeugs, ferner überhaupt die Art der Erfassung der Gesamtsituation[1].

Viel verwendet wird der sog. *Rangiertest.* In der Form, die ihm Boege[2] gegeben hat, stellt ein Tableau einen Rangierbahnhof mit sich kreuzenden Schienensträngen und mehreren Weichen dar; an verschiedenen Stellen werden Wagen durch numerierte Kärtchen markiert. Die Wagen müssen nun mit dem geringsten Arbeitsaufwand zu einem Zug mit laufender Nummernfolge an einer bestimmten Stelle zusammengesetzt werden (Abb. 255).

Die bisher beschriebenen Prüfexperimente sind bis auf wenige Ausnahmen Verfahren, die nur *kurze Zeit* den Prüfling in Anspruch nehmen — ja in dieser kurzen Dauer liegt gerade ihr Vorzug vor einer Probezeit. Es ist von verschiedenen Seiten darauf aufmerksam gemacht worden, daß die Kurzzeitigkeit aber auch einen großen Mangel der Eignungsprüfungen bedingt. Bei näherer Untersuchung zeigt sich, wie u. a. W. Poppelreuter[3] beobachtet hat, tatsächlich: es gibt „Prüflinge, die z. B. eine ihnen aufgetragene Exaktheitsarbeit zuerst mittelschnell und exakt, nachher aber schnell und unexakt erledigen, die sich bei einer körperlichen Arbeit zunächst Mühe geben und gute Leistungen aufweisen, die aber bei späterer Fortsetzung versagen, langsam werden, Pausen einlegen, den Antrieb vermissen lassen usw. Aber auch die umgekehrten Fälle kommen vor. Es gibt Prüflinge, die zunächst Schlechteres leisten, sich dann aber bei weiterer Fortsetzung der Prüfung zum Teil ganz erheblich bessern".

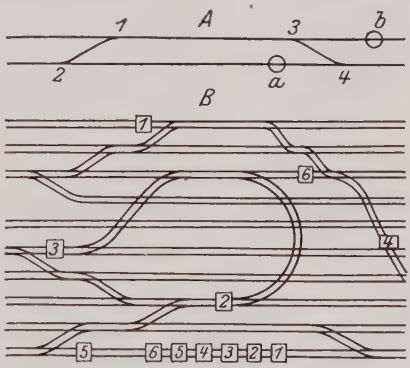


Abb. 255. Rangiertest. (Nach Boege.)

Um den angedeuteten Fehlerquellen aus dem Wege zu gehen, sind sog. Arbeitsprüfungen oder *Arbeitsproben* ausgearbeitet worden (vgl. z. B. Valentiner[4] und Giese[4]). Giese definiert: „Unter Arbeitsprobe verstehe ich den Versuch, in geregelter Form und an neutralem Stoff dem Prüfling Aufgaben zu stellen, die uns auf Grund seines dabei zu beobachtenden werktätigen Verhaltens einen Einblick in seine charakterologische Struktur ermöglichen" (S. 163). Beispiel:

Sauber schraffen (Rupp). Vordruck mit großen Quadraten, die in 8×8 kleine Quadrate unterteilt sind. Die kleinen Quadrate sind von dem Prüfling eins ums andere durch je 7 Striche auszufüllen; der mittlere Strich bildet die Diagonale. Nach je 5 Minuten wird

---

[1] Lipmann-Bogen: Naive Physik. Leipzig 1923.

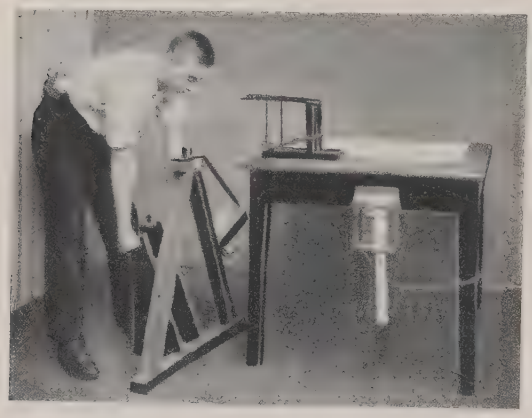
[2] Böge, K.: Eine Untersuchung über praktische Intelligenz. Z. angew. Psychol. **28**, 85ff. (1927).

[3] Poppelreuter: Die Arbeitskurve in der Diagnostik von Arbeitstypen. Psychotechn. Z. **3**, 35 (1928).

[4] Valentiner: Zur experimentellen Feststellung von berufswichtigen Willenseigenschaften bei Jugendlichen. Prakt. Psychol. **4**, 10ff. (1922/23). — Giese, F.: Die Arbeitsprobe in der Psychognostik. Z. angew. Psychol. **23**, 162ff. (1924).

markiert. Das Ganze 25 Minuten. Beurteilt wird Menge und Güte a) in den einzelnen Fünfminutenabschnitten, b) insgesamt[1]. Wichtig ist die Beobachtung während der Arbeit.

Es liegt auf der Hand, daß die Fünfminutenmarkierung den natürlichen Arbeitsverlauf, auf den es hier ankommt, sehr stört. POPPELREUTER hat zur automatischen Registrierung seine Arbeitsschauuhr (Abb. 256a und b) konstruiert.



a

b

Abb. 256a u. b. Arbeitsschauuhr mit Prüfvorrichtung für Schwerarbeit. (Nach POPPELREUTER.)

Das abgebildete „Spezialmodell für Begutachtungsprüfungen" wird auf der Abbildung gerade zur Registrierung einer körperlichen Schwerarbeit verwandt: In einem Gestell (auf dem Fußboden) ruht ein 15 kg schwerer eiserner Zylinder mit zwei Handgriffen. Dieser Zylinder hat unten einen Stempel, der in eine Matrize faßt, die oben auf dem Holzbock an gebracht ist. Der Prüfling hat nun einen *Papierstreifen* um ein Stück vorzuschieben, der, von einer Vorratsrolle abgewickelt, oben unter die Matrize geführt ist; dann soll er mit beiden Händen den Stempel ergreifen, ihn hochheben, in die trichterförmig gestaltete Matrize einführen und durch Senken der Matrize ein Loch in das Papierband stanzen. Zuletzt wird der Stempel wieder herausgehoben und niedergesetzt, das gelochte Papier abgerissen und auf einen Stift des „*Arbeitshakens*" aufgeschichtet. Mit dem Arbeitshaken kommen wir zu der eigentlichen *Arbeitsschauuhr*. Damit das Papierstück auf den Stift gelegt werden kann, ist ein Bügel hochzuheben. Das Hochheben des Bügels wird auf eine Schreibvorrichtung übertragen, die unten am Tische (in der Regel unsichtbar für den Prüfling) befestigt ist.

Die abgebildeten Kurven zeigen deutlich, wie falsch die Beurteilung der Prüflinge nach einer kurzen Probearbeit ausgefallen sein würde. Die Anfangsleistung ist bei Prüfling 16 und 17 (Abb. 257) fast genau gleich; während Prüfling 16 sich aber gut einarbeitet und mit gleichmäßigem Antrieb durchhält, läßt Prüfling 17 in seiner Leistung deutlich nach, legt Pausen ein und verlangsamt das Tempo unregelmäßig.

Im übrigen hat POPPELREUTER die bemerkenswerte Erfahrung gemacht, daß es „*neutrale*" *Arbeitsstoffe* (im Sinne der obigen Definition GIESES) für die meisten Menschen *nicht gibt*. Man findet z. B. Menschen, denen Schwerarbeit nicht „liegt", wohl aber längere geistige Arbeit. „Ein Virtuose mit musikalischem Antrieb, der stundenlang monotone Fingerübungen macht, wäre wohl kaum dazu zu bringen, ebenso lang Rechenlisten anzufertigen oder ähnliches"

[1] RUPP: Psychotechn. Z. **1**, 67.

POPPELREUTER[1]). Andererseits bestehen aber doch gewisse kategoriale Bestimmtheiten für die Beziehungen zwischen Persönlichkeit und Art der Arbeit, z. B. Neigung zur Schwerarbeit oder Exaktheitsarbeit. Es ist also zu fordern, daß bei der Eignungsauswahl die Arbeitsprobe eine gewisse Ähnlichkeit mit der Arbeit zeigt, für welche die Auswahl stattfindet.

Die *Auswertung der Arbeitsproben* ist ganz besonders schwierig. Ein Beispiel: VALENTINER warnte auf der Internationalen Psychotechnischen Konferenz zu Utrecht 1928 davor, aus Arbeitsprodukt und Arbeitsverhalten unmittelbar auf die Sorgfalt des Arbeitenden zu schließen; man müsse etwaige seelische und körperliche *Behinderungen* berücksichtigen. Es besteht kein Zweifel daran, daß dadurch ein starker Unsicherheitsfaktor in die Diagnose kommt. Schon die einwandfreie Feststellung von Behinderungsmomenten ist nicht leicht, noch schwieriger ist die Abschätzung des *Einflusses* solcher Behinderungen. Hier wird man noch recht viel zu tun haben[2]. Immerhin bedeutet die Arbeitsprobe schon einen erfreulichen Schritt vorwärts.

Die Probleme, die hier an Hand der Eignungsprüfungen für industrielle Lehrlinge erörtert wurden, tauchen mit ganz geringen Variationen auch bei den

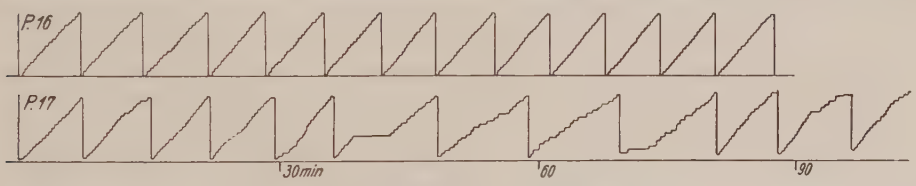


Abb. 257. Arbeitskurven von 2 Prüflingen.

Eignungsprüfungen für Lehrlinge anderer Gewerbe und bei den Prüfungen für angelernte und ungelernte körperliche Arbeiter und Arbeiterinnen auf. Vielfach hat man sogar die gleichen Verfahren angewandt. Wir müssen daher in Anbetracht des beschränkten Raumes verzichten, näher darauf einzugehen. Derselbe Umstand gestattet auch nicht, daß wir den interessanten Problemen der *Auswertung* und *Bewährungskontrolle* eine zusammenhängende Darstellung widmen. Wir können nur noch aus der Fülle der *Einwände*, die gegen die Eignungsprüfungen erhoben worden sind, einige diskutieren.

Zunächst ist die Frage zu stellen, wie sich die Eignungsprüfungen, die ja in zahlreichen Fällen in die Praxis des Wirtschaftslebens eingeführt worden sind, *bewährt* haben.

Diese Frage kann verschieden beantwortet werden, je nach dem Gesichtspunkt, unter dem man die Bewährung betrachtet. Wenn man die Bewährungskontrollen, die jetzt in ziemlich erheblicher Zahl vorliegen[3], überblickt, so kann man dazu kommen, die Frage zu bejahen. Ein industrieller Betrieb, der Eignungsprüfungen vornimmt, kann mit einer ziemlichen Sicherheit darauf rechnen, eine bessere Auswahl unter den Bewerbern zu treffen, als das im allgemeinen mit Hilfe der landläufigen Verfahren möglich wäre. H. KELLNER[4] hat die auf-

[1] POPPELREUTER: Arbeitskurve, S. 37.

[2] Über günstige Bewährung von Verfahren POPPELREUTERS s. A. G. SCHNEIDER-ARNOLDI: Die psychologische Begutachtung von Seidenwebern mit Hilfe von Arbeitsprüfungen und Arbeitsschauuhr. Psychotechn. Z. **4**, 1ff, 45ff. (1929).

[3] Vgl. außer den Veröffentlichungen in den psychologischen Zeitschriften die Zusammenstellung von GELFIUS: Über die psychotechnische Eignungsprüfung und ihre wirtschaftliche Bedeutung. Berlin 1927.

[4] KELLNER, H.: Lehrlingsbeschaffung und Lehrlingsauslese in der Berliner Metallindustrie. Veröff. d. Kommiss. f. techn. Berufsausbildung d. Verb. Berliner Metallindustrieller **1**, Nr 5.

gewandten Kosten mit den Ersparnissen bei der Lehrlingsausbildung in der Berliner Metallindustrie verglichen und gefunden, daß sich die durch die psychologische Prüfung erzielten Ersparnisse auf etwa 300 M. pro Kopf belaufen, denen nur 2,50—4 M. Kosten gegenüberstehen[1]. Bei körperlichen Arbeitern haben also die Prüfungen unter der Voraussetzung, daß sie sachgemäß durchgeführt werden, einen erheblichen *Betriebswert*.

Wie steht es aber mit dem *Kulturwert*? fragt FRANZISKA BAUMGARTEN in ihrem Werk über die Berufseignungsprüfungen. Als man vor 10 Jahren die ersten Prüfungen durchführte, erhoffte man von ihnen, daß sie die Rangordnung der Fähigkeiten vor der Rangordnung der Standesunterschiede durchsetzen würden. Nun stellt man zwar auch für die unansehnlichsten Berufe mit Hilfe der Prüfungen Anforderungen, „denen die tatsächlichen Vertreter des Berufes kaum entsprechen können"[2], und bringt so bei der herrschenden Erwerbslosigkeit oft Begabte in Berufe, für die ihre Fähigkeiten vielleicht zu schade sein sollten; für ihre weitere Förderung, für den Aufstieg geschieht aber mit Hilfe der Eignungsprüfungen nichts. Um diejenigen, die bei der Eignungsprüfung schlecht abschneiden und infolgedessen von dem Betrieb, der die Prüfung veranstaltete, abgewiesen werden, kümmert sich der Betrieb begreiflicherweise in den meisten Fällen auch nicht. So wird die Enttäuschung über die Eignungsprüfungen in der Arbeiterschaft immer größer[3].

Einen Kulturwert könnten die Eignungsprüfungen ferner bei der öffentlichen *Berufsberatung* entwickeln. Aber abgesehen davon, daß den Berufsberatungsstellen sehr oft die Mittel für Anstellung geschulter Kräfte und zur Anschaffung der Hilfsmittel in dem nötigen Umfange fehlen — die Brauchbarkeit der bisher ausgebildeten Verfahren zu *diesem* Zweck ist noch recht problematisch.

Wir deuteten in einem Einzelfall an, daß schon das Verfahren zur Bewertung der Testleistungen nicht vollständig unanfechtbar ist. Von B. HERWIG[4], H. LÄMMERMANN[5], P. LAZARSFELD[6] u. a. ist nun dieses Problem ziemlich weit gefördert worden, wenn auch keineswegs eine vollkommene Lösung erzielt worden ist. Dahinter erhebt sich aber die viel schwierigere Frage: Erfaßt die Testleistung auch wirklich die betreffende Eigenschaft? Schon BINET hat darauf aufmerksam gemacht, daß ein bestimmtes Resultat sich z. B. ebensowohl durch Lebhaftigkeit des Denkens als durch Mangel an Überlegung erklären läßt, ein anderes ebenso durch Beobachtungsfähigkeit wie durch Gedankenarmut. BAUMGARTEN bemängelt mit Recht, daß die bisherige psychotechnische Forschung an diesem Problem zu sehr vorübergegangen ist. Weiter taucht aber noch eine wichtige Frage auf: Falls die gewünschte Eigenschaft wirklich durch den Test erfaßt wird, in welchem Grade und in welchem Umfange geschieht es? Kann man tatsächlich auf das Ergebnis auch eine *Prognose* in bezug auf die betreffende Eigenschaft gründen? Bekanntlich stehen die Vierzehnjährigen beim Verlassen der Schule noch vor einem wichtigen Teil der Reifezeit, die im Jugendlichen große Umwälzungen hervorrufen kann. Bekannt ist auch, daß die Leistungen keineswegs in genauer Relation zur Begabung zu stehen brauchen. Dem Beispiel des Demosthenes,

[1] POPPELREUTER: Zitiert auf S. 689.
[2] BAUMGARTEN: S. 651. Zitiert unter „Zusammenfassende Darstellungen".
[3] BAUMGARTEN: S. 650. Zitiert unter „Zusammenfassende Darstellungen".
[4] HERWIG, B.: Prakt. Psychol. **2**, H. 2; **3**, 114, 127.
[5] LÄMMERMANN, H.: Z. angew. Psychol. **26**, 440 (1926). — Vgl. auch B. BIEGELEISEN: Die Bewertung psychotechnischer Prüfungsergebnisse. Industr. Psychotechn. **6**, 145ff (1929).
[6] LAZARSFELD, P.: Statistisches Praktikum für Psychologen und Lehrer. Jena 1929.

der durch intensive Bemühungen Begabungsmängel beseitigte, kann man zahlreiche ähnliche Beispiele aus der Gegenwart an die Seite stellen. (Auf die Antriebe, die aus Minderwertigkeit entstehen können, hat ja die ADLERsche[1] individualpsychologische Schule aufmerksam gemacht.)

So ist also schon die Diagnose und Prognose von einzelnen Eigenschaften ein recht unsicheres Gebiet. Nun ist aber die menschliche Persönlichkeit nicht einfach eine Anhäufung einzelner Eigenschaften, sondern eine Ganzheit, deren Struktur keineswegs allein von den Einzeleigenschaften bestimmt wird. Die Erdeutung der Gesamtpersönlichkeit ist wieder ein gewaltiges Problem, dessen wissenschaftliche Erforschung leider keineswegs den Anforderungen der Berufsberatung entspricht. Gewiß mag es einem Berufsberater von guter natürlicher Menschenkenntnis manchmal gelingen, zu richtigen Persönlichkeitsbildern zu kommen. Gewiß mögen Anregungen, wie sie z. B. H. BOGEN in seiner „Psychologischen Grundlegung der praktischen Berufsberatung" gibt (Langensalza 1927), die Wahrscheinlichkeit, daß gute Menschenkenner derartige Erfolge mit Hilfe von Berufseignungsprüfungen erzielen, erhöhen. Sicherheit verbürgen aber die heute bekannten Methoden keineswegs. Auch nicht für den letzten Schritt, die Zuordnung des Berufssuchenden zu einem Beruf. Überhaupt — hat jeder Mensch wirklich eine starre Begabung, die ihn gerade zu einer festumschriebenen Berufstätigkeit bzw. einer Gruppe von Berufstätigkeiten bestimmt? Die Forderung „der rechte Mann auf den richtigen Platz" basiert ja auf der Voraussetzung, daß für jeden Menschen ein Platz der rechte ist — eine Voraussetzung, die recht kühn anmutet, wenn man sie näher prüft. Der Beweis für ihre Richtigkeit ist noch nicht zwingend erbracht worden. Im Gegenteil: die Bewährung gerade der Proben über die allgemeineren Fähigkeiten bei der Konkurrenzauslese, das Phänomen der Überkompensation von Minderwertigkeiten, sogar grundlegende Einsichten in die Struktur der Begabung überhaupt[2], lassen hier eine recht große *Elastizität* vermuten.

Zusammengefaßt: Die Berufseignungsprüfungen können die Berufsberatung verbessern; der Grad dieser Verbesserung ist aber bei dem heutigen Stande der Methodik nur dann erheblich, wenn zu der sachgemäßen Durchführung ausgezeichnete *natürliche Menschenkenntnis* hinzutritt; von Sicherheit ist die Erfassung der Persönlichkeitsstruktur des Berufssuchenden und die Berufszuordnung noch weit entfernt.

Es zeigt sich also: Wo man über die bloße „Konkurrenzauslese" zur Persönlichkeitsdiagnose kommen will, kann man sich nicht lediglich auf die heute bekannten Methoden der Berufseignungsprüfungen stützen, sondern muß weitgehend die Beobachtung und die natürliche Menschenkenntnis heranziehen. Die zu Anfang dieses Abschnittes unterschiedenen beiden Wege zur Verbesserung der Eignungsauswahl laufen also hier wieder zusammen.

Gegenüber dem „Betriebswert" der Berufseignungsprüfungen ist ihr „Kulturwert" demnach nicht so unbestritten. Um aber Mißverständnissen vorzubeugen: Die obigen Ausführungen wollen nicht etwa besagen, daß den Berufseignungsprüfungen mit Skepsis zu begegnen sei. Nur war gerade in dieser wissenschaftlichen Betrachtung nicht nur auf gelöste, sondern auch auf ungelöste Probleme hinzuweisen. Überhaupt erscheint es als notwendig im Interesse der Sache, daß auch weitere Kreise die Grenzen erkennen, die durch den heutigen Stand der Forschung gezogen sind. Daß die Psychologie innerhalb ihrer Grenzen zur

---

[1] Vgl. z. B. A. ADLER: Über die Minderwertigkeit von Organen. 2. Aufl. München 1928. — Praxis und Theorie der Individualpsychologie. 3. Aufl. München 1927.

[2] Vgl. W. PETERS: Begabungsprobleme. Z. pädag. Psychol. **26**, 12ff. (1925).

Lösung der Probleme der Eignungsauswahl herangezogen werden muß, kann heute nicht mehr ernsthaft bestritten werden[1].

Anhangsweise sei hier auf ein wichtiges psychologisches Problem hingewiesen, vor das die Psychologie der körperlichen Arbeit durch die Bestrebungen zur Unfallverhütung gestellt wird. Gemeint ist damit nicht die Auslese zu den Lenkerberufen (Straßenbahn-, Kraftwagen-, Lokomotiv- und Kranführer, Flieger usw.), wie sie von BAUMGARTEN, COUVE, HERWIG u. a. zusammenfassend behandelt wurde[2]; diese Berufe gehören wohl kaum in dem hier angewandten engeren Sinne zum Gebiet der körperlichen Arbeit. Gemeint ist auch nicht die Mitwirkung der Psychologie bei der Unfallverhütungspropaganda, die wohl noch weniger mit dem von uns behandelten Teilgebiet zu tun hat; es handelt sich vielmehr um die Feststellung der *Eignung, Gefahren, wie sie bei jeder körperlichen Arbeit mehr oder weniger vorhanden sind, zu begegnen.*

Man hat die Frage mehr negativ gestellt und hat die Unfalldisposition zu erkennen, „*Unfäller*" auszulesen versucht. Wegweisend waren hier Untersuchungen von KARL MARBE[3]. Er stellte die Unfälle, welche 3000 Angehörige einer Militärversicherung während zweimal 5 Jahren hatten, zusammen. Die Leute, die in der ersten Fünfjahrperiode keinen Unfall hatten, nannte er Nuller, die mit einem Unfall in dieser Periode Einser und die mit mehreren Unfällen Mehrer. Für jede der 3 Gruppen betrug dann die mittlere Unfallzahl in der zweiten Fünfjahrperiode: Nuller 0,52; Einser 0,91; Mehrer 1,34. Andere Untersuchungen haben dies Ergebnis bestätigt.

Für die Unfälleraulese scheint sich daraus eine sehr einfache Methode zu ergeben: Man erkennt den Unfäller daran, daß er während einer bestimmten Probezeit eine relativ hohe Zahl von Unfällen erleidet. Gegen diese Methode ergeben sich aber mannigfache Bedenken. Zunächst ist es eine bekannte Tatsache, daß nur ein Teil der Unfälle durch Menschen, und ein noch geringerer Teil durch den Verunglückten verursacht ist. Dann aber ist es sehr schwierig, die gleichen Bedingungen für alle Probanden herzustellen; das Unfallrisiko ist ja auch nicht entfernt lediglich durch die Zeit bestimmt, wie O. LIPMANN herausgearbeitet hat[4]. Der Begriff des Unfällers ist in der Fassung von MARBE zunächst beinahe rein statistisch; es kommt darauf an, diesen Begriff psychologisch zu vertiefen, bevor man ihn für Auslesezwecke verwenden kann.

Allgemeine Anhaltspunkte zu dieser psychologischen Vertiefung findet man schon bei K. MARBE[5], weiter bei O. LIPMANN[6], BRAKEMAN-SLOCOMBE[7] und anderen. Einen entscheidenden Schritt vorwärts bedeutet wohl eine Untersuchung von H. HILDEBRANDT[8]. HILDEBRANDT prüfte 6 Jugendliche, von denen sich 3 in den ersten beiden Jahren der Lehre in einem Großbetrieb als entschiedene Unfäller gezeigt hatten, während die anderen drei bis dahin noch keinen Unfall hatten. Eine ärztliche Untersuchung brachte kein bemerkenswertes Ergebnis. Bei einigen apparativen psychotechnischen Proben, wie sie zur Auslese für Lenkerberufe verwandt werden (z. B. Fahrerprobe nach RUPP, Trommelapparat nach RUPP, Monotonieprüfer nach GIESE), schnitten die Unfäller zum Teil erheblich besser ab

---

[1] Das alte Problem, wer zur Ausübung der psychologischen Berufsberatung in Frage kommt, erhält dadurch eine Lösungsgrundlage. Der psychologische Mitarbeiter in der Berufsberatung muß in erster Linie eine spezielle Begabung, also natürliche Menschenkenntnis besitzen. Ferner ist Vertrautheit mit psychologischen Fragestellungen im allgemeinen und Gewandtheit in der Handhabung der Berufseignungsprüfungen zu fordern, um ihre *kritische* Verwertung zu ermöglichen (durch die unkritische Anwendung ist schon viel Schaden angerichtet worden). Das sind die psychologischen Anforderungen; was sonst noch zu fordern ist, steht hier nicht zur Erörterung. Nur eins noch: Ob, wie das gelegentlich gefordert wurde, ärztliche Vorbildung nötig ist, kann vom psychologische Standpunkt aus nicht beurteilt werden; das medizinische Studium garantiert ebenso wenig wie andere Studien die in erster Linie erforderliche Menschenkenntnis; andererseits bietet aber dieses Studium wohl Förderungsmöglichkeiten in dieser Richtung. Überflüssig wird jedoch eine besondere gründliche psychologische Ausbildung durch ärztliche Vorbildung keineswegs.

[2] BAUMGARTEN: Die Berufseignungsprüfungen. München 1928. — COUVE: Psychotechnik im Dienst der deutschen Reichsbahn. Berlin 1925. — HERWIG, B.: Psychotechnische Methoden im Verkehrswesen. Berlin-Wien 1928.

[3] MARBE, K.: Prakt. Psychologie der Unfälle und Betriebsschäden. München u. Berlin 1926.

[4] LIPMANN, O.: Unfallursachen und Unfallbekämpfung, S. 12ff. Berlin 1925.

[5] MARBE, K.: Unfälle und Betriebsschäden usw.

[6] LIPMANN, O.: Unfallursachen.

[7] BRAKEMANN, E. E., and C. S. SLOCOMBE: A Review of recent Experimental Results relevant to the Study of Individual Accident Suscibility. Psychol. Bull. **26**, 15—38 (1929).

[8] HILDEBRANDT, H.: Zur Psychologie der Unfallgefährdeten. Psychotechn. Z. **3**, 1—8 (1928).

als die Nicht-Unfäller: so ergab sich z. B. bei dem Monotonieprüfer, daß die Unfäller schneller reagierten, sicherere Bewegungen machten und überhaupt eine bessere Aufmerksamkeit zeigten als die Nicht-Unfäller! Wenn man die Ergebnisse genauer durchsieht und sie mit den durch Betriebs- und Schulbeobachtungen festgestellten Charaktereigenschaften vergleicht, so ergeben sich als wesentliche Eigenschaften der Unfäller Unausgeglichenheit, leichte Erregbarkeit, oder — bei einem Fall — ein gewisses Phlegma; allgemein: *geringe Beherrschtheit.* HILDEBRANDT folgert daraus (mit der bei der geringen Zahl von Vpn. gebotenen Vorsicht natürlich), daß schnelle und richtige Reaktion auf eintretende Gefahren bei der ganzen Unfallfrage überschätzt werde. „Es hat ... jemand nicht deshalb einen Unfall, weil er mitten auf der Straße nicht einem Kraftwagen schnell genug ausweicht, sondern weil er überhaupt an einer gefährlichen Stelle die Straße überquert, weil er die Geschwindigkeit schlecht schätzt, weil er in Gedanken ist und weil er nicht rechtzeitig die Situation erfaßt. Ebenso ist es bei den meisten Betriebsunfällen. Selbstverständlich wirkt, wenn erst die Gefahr da ist, falsches und langsames Reagieren unfallsteigernd, aber es spielt für die Unfalldisposition keine entscheidende Rolle, sondern das Wesentliche ist wohl das Herbeiführen der gefährlichen Situation, das unbewußt geschehen kann; und hierfür sind nach den bisherigen Ergebnissen zentralere Faktoren wichtig."

In derselben Richtung deutet die Beobachtung, daß *Taubstumme* selbst an Drehbänken und Hobelmaschinen vollwertige Arbeitskräfte sein können[1]. Die Psychologie der körperlichen Arbeit steht hier vor interessanten Problemen, die vielleicht nur in Zusammenarbeit mit der Psychopathologie (man denke an die „Fehlleistungen" der Psychoanalyse S. FREUDS) gelöst werden können. Bemerkenswert ist dabei, daß die *Konstanz* der Unfalldisposition nicht übermäßig groß zu sein scheint; wenigstens gelang es selbst bei den Autoomnibusführern der Boston Elevated Railway, die im Laufe eines Jahres mehr als 5 Unfälle verursacht hatten, einen großen Prozentsatz durch Beratung und Erziehung zu „heilen"; nur 10% erwiesen sich als unverbesserlich[2]. So wird man vielleicht in Zukunft die Feststellung der Unfalldisposition nicht nur zur Grundlage der Auslese, sondern (und das ist vom sozialen Standpunkt aus gesehen sicherlich wertvoller) besonders zur Grundlage der Eignungsverbesserung nehmen.

2. Eignungsverbesserung.

A. ARGELANDER[3] hat gegen die Berufseignungsprüfungen den Einwand erhoben, daß die Höhe der Prüfleistung nicht dem Grade der Übungsfähigkeit zu entsprechen braucht; es sei also durchaus möglich, daß die Eignung sich mit der Zeit erheblich verbessern oder verschlechtern könnte. In der Tat haben experimentelle Untersuchungen, bei denen gleichartige Leistungen häufiger wiederholt wurden, gezeigt, daß die Leistungsverbesserung keineswegs der Anfangsleistung parallel läuft; eine Zusammenstellung von MC KINCAID[4] über die Ergebnisse von 24 amerikanischen Übungsuntersuchungen weist z. B. nach, daß zwischen Anfangs- und Endleistungen die verschiedensten Beziehungen gefunden wurden; neben direkter Proportionalität findet sich keineswegs selten umgekehrte Proportionalität und völlige Beziehungslosigkeit. ARGELANDER ist sich natürlich bewußt, daß dieses Phänomen nicht unbedingt gegen den Symptomwert von Eignungsprüfungen sprechen muß; gerade diejenigen Berufe, für die man Eignungsprüfungen in besonderem Maße verwendet, erfordern keineswegs ständige Wiederholung derselben Leistungen, sondern im Gegenteil häufiges Anpassen an neue Situationen, also sozusagen immer wieder „Anfangsleistungen". Es ist also sehr gut möglich, daß die Ergebnisse der etwa von MC KINCAID zusammengestellten Laboratoriumsuntersuchungen auf qualifizierte Industriearbeiter und Handwerker nicht ohne weiteres übertragen werden dürfen; immerhin sind auch da die Verhältnisse keineswegs geklärt, und schon diese Unsicherheit

---

[1] LIPMANN, O.: S. 37—38. Zitiert auf S. 692 (nach MEHLE).

[2] BINGHAM, W. V.: Personality and public accidents. Transactions of the 17th Annal Safety Congress' **3** and Reprint Circular Series of the Personnel Research Federation **18** (1928). Zitiert nach dem Referat von O. LIPMANN in Z. angew. Psychol. **33**, 415—416 (1929).

[3] ARGELANDER, A.: Zur Frage der Übungsfähigkeit. Psychotechn. Z. **3**, 142.

[4] MCKINCAID: A study of individual differences in learning. Psychologic. Rev. **32**, 34 (1925).

könnte veranlassen, neben der Eignungsfeststellung auch der *Eignungsverbesserung* durch Übung, durch Ausbildung erhöhte Beachtung zu schenken.

Nun ist der Gedanke der Eignungsverbesserung durch Ausbildung keineswegs neu; seine Durchführung gehört im Gegenteil zu dem alten Bestand der wirtschaftlichen Arbeit. Seit langer Zeit unterscheidet die Industrie zwischen „gelernten", „ungelernten" und „angelernten" Arbeitern. Während die angelernten Arbeiter Tage, Wochen oder auch Monate in ihre Tätigkeit eingeführt werden, haben die gelernten Arbeiter eine mehrjährige Lehrzeit hinter sich. Neu ist nur, daß die Ausbildungsverfahren wissenschaftlich durchleuchtet werden.

Bei der Anlernung z. B. ist es herkömmlich so, daß der Neuling sofort nach der Einstellung einem tüchtigen Arbeiter zugewiesen wird, der ihn neben seiner eigenen Arbeit allmählich in den Beruf einführen soll. *Wie* er es tut, ist seinem Gutdünken überlassen. Nun gibt es zweifellos unter den tüchtigen Arbeitern das, was man den „geborenen Pädagogen" nennt. Aber diese geborenen Pädagogen sind bekanntlich nicht allzu häufig. Ferner: Wo der Lehrmeister im Akkord steht — und das ist oft der Fall —, ist es für ihn viel vorteilhafter, den Anzulernenden weitgehend zu Handlangerdiensten heranzuziehen und die eigentliche Anlernung an die zweite Stelle zu setzen (eine Gefahr, die ja auch besonders in der Lehrlingsausbildung eine große Rolle spielt).

Es ist verständlich, daß unter diesen Umständen die Ergebnisse der Ausbildung nicht immer befriedigen und daß man die Verbesserung der Ausbildung als wichtiges Problem empfindet. So ist man daran gegangen, zusammenzustellen, was alles in dem betreffenden Beruf gelernt werden könnte, welche Arbeitsverfahren, Arbeitsmittel und Arbeitsbedingungen sich wirklich bewährt haben und nach welchem Verfahren das Bewährte am besten zu lehren und zu üben ist.

Damit kommt die wirtschaftliche Ausbildung auf einen Weg, den die Schulausbildung schon seit Jahrhunderten beschritten hat. Sicher ist damit vieles, was durch die Erziehungswissenschaft im allgemeinen und die Erziehungspsychologie im besonderen erarbeitet wurde, auch für die Wirtschaft wertvoll geworden. Man hat sich aber nicht damit begnügt, Ergebnisse, die auf anderen Erziehungsgebieten gewonnen waren, für die neuen Zwecke nutzbar zu machen; nein, man ist den besonderen Bedürfnissen der Wirtschaftspädagogik nachgegangen. Hier seien kurz einige Gesichtspunkte dazu angedeutet.

Schon bei der Frage, *was* zu lernen ist, kann man die psychologische Analyse der Arbeit nicht entbehren. Welche Fehler selbst durchdachten Anlernungsverfahren unterlaufen können, illustriert Rupp[1] u. a. an folgendem Beispiel:

Für das Anlernen von „Richterinnen", die kleine Achsen durch Hämmern genau geraderichten sollen, sind Hammerübungen ausgebildet worden. Zuerst wird kurz die richtige Haltung und Führung des Hammers gezeigt und geübt. Dann beginnen die Treffübungen, bei denen zweimal derselbe Punkt auf einem Bleiamboß getroffen werden soll. Später wird zur Kontrolle auf markierte Punkte einer Vorlage geschlagen. In einer weiteren Übung soll das Geradeschlagen geschult werden. Die Schülerinnen schlagen mit der stumpfen, scharfkantigen Seite des Hammers. Kontrolle über die Richtung besteht dadurch, daß sich bei schrägem Schlag nur eine Seite des Papiers eindrückt. — Mit Hilfe des Kraftmessers (ähnlich Moedes „Impulsmesser", Abb. 6b) werden Übungen der Schlagstärke vorgenommen. (Wenn man auf den kleinen Amboß rechts schlägt, wird der Schleppzeiger entsprechend gehoben. Seine Höhe zeigt die Stärke des Schlages an.) Die erste heißt „Befehlsschlag"; bei ihr werden verschiedene Schlagstärken erst eingeübt und dann nach „Befehl" ausgeführt. Bei der zweiten Übung „Fühlschlag" werden mehrere Apparate derselben Art vorgesetzt, deren Federn verschieden stark sind; zuerst soll der Übende versuchen, so stark zu schlagen, daß der Zeiger bis zum Nullpunkt gehoben wird, dann soll derselbe Schlag wiederholt werden.

[1] Rupp, H.: Psychologische Grundlagen der Anlernung. Psychotechn. Z. **2**, 47 (1927). — Vgl. zu diesen Problemen auch Fr. Sander: Räumliche Rhythmik. Neue psychol. Stud. **1** (1926). — Ders., Arbeitsbewegungen. In Riedels Arbeitskunde. Leipzig 1925.

Rupp weist nun nach, daß sich diese Übungen grundlegend von der Arbeit, die geübt werden soll, unterscheiden. „Erstens fehlt die Einbettung in den eigentlichen Sinn und Zweck der Arbeit, in das Richten. Das Prüfen der zu richtenden Achsen, die Entscheidung, wohin zu schlagen sei, die Einführung, wie stark der Schlag sein müsse, das Verfolgen der Wirkung der Schläge — diese ganze Kette von *Überlegungen* bei der Formung des Stückes ... fällt weg. Das Anlernverfahren greift nur die Beherrschung der Hammerbewegung, diese Zuordnung von Bewegung und Zeit ... heraus. In diesem Sinne kann man sie einen Teil der Arbeit nennen. An die Stelle des Sinnes der Arbeit des Richtens tritt hier als Sinn das Treffen eines Punktes, das Geradeausschlagen, das Treffen verschiedener in Zahlen vorgegebener Stärken, das Wiederholen eines vorher erzielten Schlages. Der Sinn der Arbeit, die Einbettung, ist ganz anders geworden. Auch eine Schwerpunktverschiebung in bezug auf die Wichtigkeit der Teile findet statt. Während beim Richten das ganze Augenmerk auf das zu behämmernde Stück, auf die Überlegung, wohin zu schlagen sei, gerichtet ist, achtet man hier wohl nur mehr auf den Schlag selbst, auf die gefühlte Schlagstärke, auf seine Richtung, oder es wird eine fremde Zuordnung geübt, wie die Zuordnung zu den Gradteilen oder die der Wiederholung des Schlages[1].“

Wir sehen: Es wäre oberflächlich, zu glauben, bei den obigen Übungen seien alle Momente, die das Richten bietet, erfaßt worden. Ja, es ist fraglich, ob wirklich die wichtigsten Momente erfaßt worden sind. Sogar Falsches ist bei einzelnen Zuordnungen geübt worden. (Umlernen ist dann erfahrungsgemäß nicht leicht.) Es wäre sehr zu überlegen, ob man gerade hier nicht besser *gleich im ganzen* üben lassen sollte; bekannt ist ja die mitreißende Kraft des Ganzen: Wer ins Wasser geworfen wird, lernt häufig am schnellsten schwimmen. Wenn man aber Teilübungen in Erwägung zieht, muß man sich genau davon vergewissern, ob die geplante Gliederung *richtig* ist und ob Teilübungen *überhaupt* in dem gegebenen Falle zweckmäßig sind. (Wir wenden uns nicht gegen Teilübungen an sich; häufig sind sie zweifellos zweckmäßig, wenn nämlich das Erfassen des Ganzen zu schwierig ist, so daß das getrennte Üben einer kritischen Stelle den Geist entlastet.)

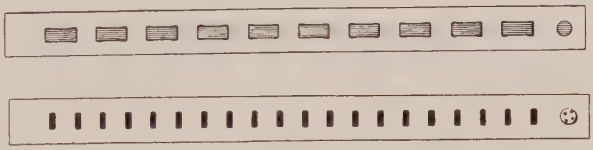


Abb. 258. Flechtstreifen zur Handgeschicklichkeitsarbeit. (Nach Poppelreuter.)

Mit dem letzten Gesichtspunkt sind wir schon mitten im „*Wie*“ des Lernens. Hier darf vor allen Dingen der Übungsprozeß nicht zu mechanisch aufgefaßt werden.

Daß schon bei einfachen Hantierungen keineswegs ein stetiger Leistungsanstieg erwartet werden kann, zeigt Poppelreuter an einem interessanten Beispiel. Er verwandte zur Diagnose von Arbeitstypen (s. oben) mit Hilfe der Arbeitsschauuhr als einfache Handgeschicklichkeitsarbeit das Durchflechten von 8 mm breiten und 45 cm langen Papierbändern durch Spaltstreifen aus Preßspan von 34 cm Länge, in welche zwanzig 9 : 3 mm breite Schlitze sauber eingestanzt waren. Die Abb. 258 zeigt, wie die Streifen durchgeflochten werden sollten. An sich ist die Arbeit so leicht, daß ein sechsjähriges Kind sie leisten kann. Es ist nun Sache dessen, was Poppelreuter „motorische Intelligenz,“ nennt, die zweckmäßigste Arbeitsmethode sozusagen zu „erfinden“.

Poppelreuter[2] beschreibt diese Vorgänge folgendermaßen: „Während man zuerst beobachtet, daß erst der Streifen herausgezogen, dann gezielt und dann durchgezogen wird, beobachtet man später, daß sich an die Stelle von drei getrennten Innervationen eine einzige Innervation setzt, d. h. mit einer einzigen ‚Legato-Hantierung‘ wird der Streifen heraus-

[1] Rupp: Anlernung, S. 47.

[2] Poppelreuter: Die Arbeitskurve in der Diagnostik von Arbeitstypen. Psychotechn. Z. **3**, 39 (1928).

gezogen, in den Spalt eingeführt und durch diesen hindurchgezogen. Das absetzende Zielen, das dem Einfädeln ähnelt, kommt also allmählich in Wegfall. Bei weiteren Arbeiten wird erlernt, daß das Nachziehen des Streifens nicht jedesmal zu erfolgen braucht, sondern daß man 3—5 Spalten durchführen kann und dann erst den Streifen nachzuziehen braucht. Ferner tritt ein deutliches Einspielen der Bewegungen der rechten und linken Hand *zueinander* ein. Während im Anfang typisch ist, daß der Spaltstreifen links steif gehalten wird und die hauptsächlichen Bewegungen der rechten Hand zufallen, beobachtet man später, daß sich auch die linke Hand an den Bewegungen zweckentsprechend beteiligt. Das Maximum der Übung in dieser Prüfung scheint erreicht, wenn die Prüflinge es von selber gelernt haben, mit einem Griff nicht nur die Spalten durchzuziehen, sondern zwei, was ganz besonders durch ein geschicktes Operieren mit der Haltehand erreicht wird."

Wir sehen, daß hier neben die Anpassung des Organismus an die Arbeit etwas Neues tritt, was auf geistige Funktionen zurückzuführen ist: das Erfinden der zweckmäßigsten Arbeitsmethode. W. PETERS[1] hat da zwischen „*organischer*" und „*noogener*" *Übung* unterschieden, wobei die noogene Übung durch die Intelligenz bedingt ist. Die noogene Übung pfropft sich sozusagen auf die organische auf. Bei der meisten gelernten Handwerkerarbeit kommt der organischen Übung eine wesentlich geringere Bedeutung zu als der noogenen. Der Unterschied wird durch folgende Versuche illustriert: Bei der stereotypen Wiederholung der völlig gleichen Aufgabe erwiesen sich Schwachsinnige und andere Zurückgebliebene als ebenso übungsfähig wie Normale. Gab man ihnen aber Aufgaben, die wohl gleicher Art, aber niemals völlig gleich waren, ließ man sie z. B. immer andere Figuren nach Vorlage aus Draht biegen (Drahtbiegeprobe nach IMMIG), so blieb ihre Übungsfähigkeit weiter hinter der der Normalen zurück[2].

Ein weiterer wichtiger Gesichtspunkt ergibt sich aus der Überlegung, daß es nicht nur auf das Haben von Intelligenz ankommt, sondern auch auf ihre Anwendung. Damit kommen wir zu der Frage der *Antriebe*. RUPP macht darauf aufmerksam, daß aus dem Verlauf der Übung selbst Antriebe erwachsen können. „Übt man einen kleineren Teil immer wieder, so stumpfen wir ab, es wird langweilig, ist ‚zum Einschlafen' oder ‚zum Davonlaufen'; wir schlafen also entweder ein, oder wenn wir wachbleiben sollen, drängt es uns zu einem Wechsel hin. Ist eine Aufgabe zu schwer, über unsere Kraft, so werfen wir entweder hoffnungslos die Flinte ins Korn, oder es drängt uns triebartig zum Teilen der Arbeit in kleinere Abschnitte, die wir bewältigen können . . . Im Laufe der Übung drängt es uns zum Weiterkommen; ist ein Schritt vorwärts gelungen, so haben wir wieder mehr Lust zum Üben. Wird abschnittsweise geübt, so treten die Endantriebe auf usw. . . . Es gibt auch andere Triebe, die das *erreichte* Ganze, den Erfolg, begleiten; die Freude, der Genuß des Erfolges, das Dabeiverweilen. Hier drängt es uns, nicht weiterzugehen, sondern eine Pause zu machen, um danach vielleicht etwas ganz anderes zu beginnen. . . . Wenn ein Zeiger die Leistung in größerem Maßstabe sehr sinnfällig macht, werden wir mehr mitgerissen und lernen schneller und auch genauer. Der Zeiger, die Kontrolle, nimmt uns geistige Antriebe, ja Anstrengung ab. Er führt uns, regt uns an."

Weitere Antriebe erwachsen aus der Eigenart der Arbeit selbst, aus ihren sozialen Zusammenhängen usw. Hier mündet das Problem der Übungsantriebe in das allgemeine Antriebsproblem, dem wir oben einige Betrachtungen gewidmet haben.

Besondere Schwierigkeiten erstehen der Lehrlingsausbildung daraus, daß sie im allgemeinen in der *Pubertät* erfolgt, einem Stadium der psychischen Entwicklung, das große Erziehungsschwierigkeiten mit sich bringt. Eine Reihe von Forschern (CH. BÜHLER, E. LAU, H. BUES, L. BOPP, S. BERNFELD, G. DEHN,

[1] Vgl. W. PETERS: Die individuelle Übungsfähigkeit. Vortrag auf der Intern. Psychotechnischen Konferenz Utrecht 1928.

[2] Vgl. RUELIUS: Arbeitsversuche an Hilfsschülern. Langensalza 1929.

Stanley Hall, H. Hetzer, W. Hoffmann, O. Kupky, E. Spranger, W. Peters, W. Stern, Th. Ziehen, um nur einige zu nennen) haben uns einen tiefen Blick in die eigentümliche Seelenverfassung tun lassen, in welcher sich die Jugend zwischen dem 12. und dem 21. Lebensjahre befindet. Da ist zuerst eine Zeit der Verneinung, der Reizbarkeit, der Freudlosigkeit und des inneren Unfriedens — W. Peters kennzeichnet sie als „Triebphase". Im Verlauf der Pubertät tritt dann aber ein Umschwung ein; Freude an der wachsenden Kraft, Freude am Jungsein, Offenheit für die Schönheiten der Welt brechen sich immer mehr Bahn — W. Peters spricht hier von „Interessenphase". Zunächst wurde die Jugend des gehobenen Mittelstandes in erster Linie erforscht; man darf aber nicht ohne weiteres diese Ergebnisse auf die arbeitende Jugend übertragen, weil körperliche Entwicklung und soziale Umwelt hier außerordentliche Unterschiede aufweisen. H. Bues, G. Dehn, H. Hetzer, E. Lau u. a. haben denn auch auf diesem Gebiet erfolgreich gearbeitet.

Es liegt auf der Hand, daß die Kenntnis der Gesetzmäßigkeit der Pubertätsentwicklung für den Ausbildenden sehr wichtig ist. Vieles, was er sonst als gefährlichen Charakterfehler ansieht, der mit allen Mitteln zu bekämpfen sei, enthüllt sich nun als vorübergehende Erscheinung. Auf diese Weise wird es denn auch wohl gelingen, das mittelalterliche Verhältnis, das nach Rupp[1] in vielen Werkstätten zwischen Lehrling und Meister herrscht, zu beseitigen, ein Verhältnis, das für beide Teile unerfreulich ist: „Man glaubt, durch ‚schnauzigen' Ton und selbst Körperstrafen die Leute in Zucht halten zu müssen und bereitet dadurch im Gegenteil eine kalte, ängstliche, unfreundliche Stellung zur Arbeit, zur Firma, zum Beruf vor, die folgerichtig zur Revolution drängt."

Für Leitung und Führung von *Anlernstellen* stellt W. Moede[2] folgende beachtenswerten Grundsätze auf: 1. Allseitigkeit berufsmäßiger Erfahrung a) bei normalem Arbeitsprozeß, b) bei erschwertem Arbeitsprozeß. 2. Anschaulichkeit, Vielseitigkeit, zureichende Begründung. 3. Begrenzte Zerlegung. 4. Fortlaufende Korrektur. 5. Lehrplan. 6. Berücksichtigung der Individualität. 7. Positive Gefühlstöne.

Vielumstritten ist die Frage, ob etwa bei der Berufsausbildung durch den Betrieb auch die *Gesinnung* der Auszubildenden in politischer und weltanschaulicher Hinsicht beeinflußt werden soll (vgl. etwa die Bestrebungen des „Deutschen Instituts für technische Arbeitsschulung — Dinta" — in Düsseldorf). Zweifellos liegen hier bei dem gespannten Verhältnis, das heute zwischen Unternehmern und Arbeitern herrscht (s. oben), ernste Gefahren. Es scheint also, als ob die erwähnten Bestrebungen die ganze Rationalisierung der Berufsausbildung bei der Arbeiterschaft, die an sich doch die Eignungsverbesserung sehr begrüßen müßte, recht unpopulär gemacht und dadurch in ihrer Wirkung beeinträchtigt haben. Es wäre zu erwägen, ob man die Gesinnungsbildung nicht doch besser den staatlichen Einrichtungen (Berufsschulen) überläßt. (Vgl. z. B. die Warnung von W. Moede: Richtungen und Entwicklungsstufen usw. S. 12—13).

Damit schließen wir die Erörterung von psychologischen Gesichtspunkten zur Wirtschaftspädagogik und stellen die Frage, ob durch die Mitarbeit der *Psychologie* an diesen Problemen *Verbesserungen* zu erzielen sind. Der kritische Wissenschaftler wird bemerken, daß es nicht leicht ist, diese Frage zu beantworten; selbst wenn Erfolge vorliegen, ist die Entscheidung schwierig, ob diese Erfolge wirklich durch die Berücksichtigung psychologischer Gesichtspunkte und nicht durch irgendwelche Nebenumstände erreicht worden sind.

---

[1] Rupp: Anlernung S. 60.

[2] Moede, W.: Richtungen und Entwicklungsstufen der industriellen Anlernung und Schulung. Industr. Psychotechn. **6**, 11ff. (1929).

Immerhin halten einzelne Erfahrungen auf diesem für die Psychologie relativ neuen Gebiete durchaus der Kritik stand und berechtigen zu den besten Hoffnungen. So wurde durch Befolgung von RUPPschen Anregungen in den Siemens-Schuckert-Werken, Berlin, erreicht, daß die Lehrlinge nach wenigen Wochen im Feilen großenteils dasselbe leisteten, wie die besten Arbeiter der Firma[1]. Und A. CARRARD[2] hat durch Verbesserung der Schlosserausbildung in der Lehrwerkstatt der Gebr. Bühler in Uzwil erreicht, daß das Erlernen des schwierigen Flachfeilens dort durchschnittlich nur 25—30 Stunden in Anspruch nimmt, das Erlernen des Feilens insgesamt etwa 50—60 Stunden. Feilen, Sägen, Nieten, Meißeln, Richten, Bohren und Gewindeschneiden können nach CARRARD in 100—150 Stunden so angelernt werden, daß bei relativ raschem Arbeiten hochwertige Qualitätsarbeit sicher ist. Das sind außerordentliche Zeitersparnisse gegenüber dem Üblichen. „Nach 2 Wochen entwickelten sich diese Lehrlinge zu ganz brauchbaren Arbeitern, und zwar zu Arbeitern, die die Grundoperationen gut beherrschten, exakt und mit Freude arbeiteten. . . . Die Qualitätskontrolle der Arbeitsleistungen zeigte, daß diese Lehrlinge nach 10 Monaten schon rascher und qualitativ besser arbeiteten, als der Durchschnittsarbeiter von heute mit seinen langen Erfahrungen und dem Anreiz des Akkordlohnsystems."

Wir sehen also: *In der Verbesserung der Anlernung und Ausbildung liegen große Möglichkeiten der Eignungsverbesserung überhaupt*[3]. Allerdings sind damit die Möglichkeiten der Eignungsverbesserung nicht erschöpft. Bei der Berliner Tischlerinnungskrankenkasse betrug die Zahl der *Unfälle* auf je 1000 Mitglieder im Jahre 1922 47, im Jahre 1923 69: die Steigerung um 47% wird darauf zurückgeführt, daß lange *Erwerbslosigkeit* einen Verlust an Sicherheit und Geschicklichkeit bewirkte und daher bei Wiederaufnahme der Arbeit die Unfallgefahr vermehrte[4]. Eine Reduzierung oder Ausschaltung der Erwerbslosigkeit würde also den Verlust an Geschultheit verhindern.

Andere Hemmungen liegen in ungünstigen *Entwicklungsbedingungen während der Kindheit*. Eine große Zahl von psychologischen Untersuchungen[5] hat erhebliche Intelligenzunterschiede zwischen Kindern mit guter und mit minderwertiger Pflege ergeben, Unterschiede, die sich nicht allein auf Vererbung zurückführen lassen[6]. Es würde die Arbeitseignung zweifellos verbessern, wenn man den Kindern in den unteren Volksschichten, wo die Pflege infolge der ungünstigen wirtschaftlichen Lage oft sehr zu wünschen übrig läßt, bessere Entwicklungsbedingungen schaffen könnte.

Diese Gesichtspunkte ließen sich noch stark vermehren — man denke etwa an die Folgerungen, die sich für das Problem der Eignungsverbesserung aus unseren Ausführungen über Arbeitsantriebe ziehen lassen.

Damit sind wir am Schluß. Vielleicht haben die vorstehenden Ausführungen über die Psychologie der körperlichen Arbeit, so wenig erschöpfend sie auch sein konnten, doch einen Begriff von der Fruchtbarkeit arbeitspsychologischer Betrachtungsweise gegeben.

---

[1] RUPP: Anlernung, S. 61.

[2] CARRARD: Zur Psychologie des Anlernens und Einübens im Wirtschaftsleben, S. 62. Zürich 1927.

[3] Vgl. auch G. KRÜGER: Versuche mit versch. Ausbildungsverfahren bei Maschinenschlosserlehrlingen. Psychotechn. Z. 4, 144—158 (1929).

[4] LIPMANN, O.: Arbeitswissenschaft, S. 57. Jena 1927.

[5] Vgl. die Zusammenstellung bei ARGELANDER: Der Einfluß der Umwelt auf die geistige Entwicklung. Langensalza 1928. - HETZER, H.: Kindheit und Armut. Leipzig 1929.

[6] Vgl. W. PETERS: Die Vererbung geistiger Eigenschaften und die psychische Konstitution. Jena 1925.

Die Dauerwirkung harter Muskelarbeit auf Organe und Funktionen (Trainingswirkungen)[1].

Von

HERBERT HERXHEIMER

Berlin.

Mit 6 Abbildungen.

I. Herzgröße.

1. Entwicklung der Fragestellung.

Die Beobachtung, daß Herzkranken körperliche Arbeit schwer fällt, hat den Kliniker frühzeitig zu dem Gedanken geleitet, die körperliche Anstrengung und die Herzkrankheit ursächlich zu verknüpfen. CORVISART, HOPE und KREYSIG, später LEYDEN[2] und FRÄNTZEL[3] waren der Meinung, daß Überanstrengung allein Herzkrankheiten hervorrufen könnten. Hierbei spielte die Herzvergrößerung, die sie als Folge der Überanstrengung feststellen zu können glaubten, eine große Rolle. Ihre Beobachtungen hierüber haben jedoch, gemessen an unseren heutigen Erfahrungen, nur begrenzten Wert, weil ihnen das Röntgenverfahren noch nicht zur Seite stand. Aber auch die Untersuchungen der späteren Zeit bedürfen der kritischen Sichtung in bezug auf die angewandte Methodik.

2. Methodik.

Die Feststellung der Herzgröße ist exakt nur an der Leiche möglich. Am Lebenden ist es bisher nicht gelungen, brauchbare Größenbestimmungen durchzuführen. Um einen ungefähren Anhalt für die Herzgröße zu haben, müssen wir uns des Röntgenverfahrens bedienen. Hier stehen verschiedene Wege zur Verfügung: Die Abzeichnung auf dem Schirm, die Orthodiagraphie und die Photographie. Die Abzeichnung auf dem Schirm ist eine Methode, von der genaue Resultate nicht erwartet werden können. Zu dem subjektiven Fehler, der dem Zeichnen an sich schon anhaftet, kommt die starke Streustrahlung, die ein sicheres Festlegen des Herzrandes oft nicht gestattet. Die große Fehlerbreite der Zeichnung ist übrigens auch von HAMMER[4] für die Fernzeichnung experimentell nachgewiesen worden.

---

[1] Wenn im nachfolgenden immer wieder die im Sport vorkommende Muskelarbeit als Beispiel aufgeführt wird, so geschieht dies einmal, weil die meisten Erfahrungen auf diesem Gebiet gemacht sind, andererseits, weil eine Dauerwirkung von Muskelarbeit, von wenigen Ausnahmen abgesehen, nur beobachtet wird, wenn die Arbeit mit großer Intensität (große Arbeit in der Zeiteinheit) ausgeführt wird. Dies ist bei vielen sportlichen Arbeitsarten der Fall.

[2] LEYDEN: Z. klin. Med. **11** (1886). [3] FRÄNTZEL: Virchows Arch. **57**.

[4] HAMMER: Fortschr. Röntgenstr. **25** (1918).

Das Orthodiagramm ist von vielen Autoren zur Bestimmung der Herzgröße angewandt worden. Auch ihm haftet der Nachteil an, daß es eine Zeichenmethode ist. Dafür hat es aber unstreitig erhebliche Vorteile, so den der Parallelprojektion und den des stark abgeblendeten Beobachtungsfeldes. Moritz und Dietlen haben auf diesem Gebiet ein großes und immer wieder mit Erfolg verwendetes Beobachtungsmaterial zusammengetragen.

Die Fernaufnahme aus 2 m Entfernung hat demgegenüber den Vorteil völliger Objektivität. Sie hat aber auch gewisse Nachteile. Ist die Belichtungsdauer kürzer als 1 Sekunde, so ist es nicht sicher, ob eine ganze Herzrevolution belichtet worden ist. Es kann dann nicht festgestellt werden, ob die hergestellte Herzphotographie einer Systole oder einer Diastole entspricht, und eine sichere Ausmessung der Herzsilhouette ist nicht möglich. Es sollte deshalb bei derartigen Untersuchungen darauf geachtet werden, daß etwas länger als 1 Sekunde belichtet wird. Ein weiterer Fehler, der leicht zu verhängnisvollen Irrtümern Anlaß geben kann, ist eine etwa eintretende Preßwirkung nach Art des Valsalvaeffektes. Steht die Vp. am Röntgenstativ fertig zur Aufnahme, und erhält sie nun den Befehl „Nicht atmen!", so muß im gleichen Augenblick auch die Aufnahme erfolgen. Wartet der Aufnehmende aber noch Sekunden, etwa um sich von der ruhigen Haltung der Vp. zu überzeugen, so tritt ohne weiteres die pressende Wirkung der angehaltenen Atmung ein und das Herz wird kleiner.

Auch muß bei der Fernaufnahme die Atmungsphase, während derer photographiert wird, beachtet werden. Denn bekanntlich ändert sich die Größe der Herzsilhouette zwischen maximaler Inspiration und Exspiration sehr stark. Dies gilt besonders, wenn die Ergebnisse mit denen anderer Methodik verglichen werden sollen. Hierbei kommt es naturgemäß auch darauf an, ob die Bestimmungen im Stehen, Sitzen oder Liegen gemacht sind. Denn für diese verschiedenen Stellungen sind deutliche Änderungen der Herzgröße nachgewiesen. Moritz[1] z. B. zieht die Bestimmung im Liegen allen anderen vor.

Werden bei der Fernaufnahme die oben geschilderten Fehler vermieden, so dürfte sie dem Orthodiagramm etwas überlegen sein. Immerhin muß beides als genügend exakter Weg zur Bestimmung der Herzgröße gelten, soweit hiervon überhaupt die Rede sein kann. Vielleicht gelingt es später, bessere Methoden zu finden. Ansätze hierzu sind schon vorhanden (Knothe[2], Schatzki[3]).

Die Art, in der die so gewonnene Herzsilhouette zur *Gewinnung von Maßen* benutzt worden ist, ist sehr verschieden. Die meisten Autoren haben sich darauf beschränkt, den Transversaldurchmesser der Herzsilhouette allein zu verwenden, d. h. die Summe der maximalen Abstände des rechten und linken Herzrandes von der Mittellinie. Die Verwendung des sogenannten Längsdurchmessers ist deshalb mißlich, weil sich beide Endpunkte — Herzspitze und Übergangsstelle des rechten Herzrandes in den Aortenschatten — zwar meist darstellen, aber nicht so sicher festlegen lassen, wie es zum Nehmen eines wichtigen Maßes erforderlich ist. Dietlen[4], Herxheimer[5], Deutsch und Kauf[6] und viele andere haben daher den Transversaldurchmesser zur Grundlage ihrer Reihenuntersuchungen gemacht. Von Krause und Heinroth[7] ist der Versuch gemacht worden, die Herzfläche, d. h. die Fläche der Silhouette planimetrisch auszumessen und zur Bestimmung der Herzgröße zu verwerten. Es kann vor einem solchen Vorgehen nicht dringend genug gewarnt werden. Denn sowohl nach oben — Gefäßband — wie nach unten — Leberschatten, eventuell Magen — ist der Herzschatten nicht exakt abzugrenzen. Man wird also die obere und untere Begrenzungslinie nach Gutdünken ziehen oder oben das Gefäßband als zum Herzschatten gehörig ansehen müssen. Welche Fehlerquellen einem solchen Verfahren anhaften, bedarf kaum der Erörterung. Es muß hier besonders hervorgehoben werden, daß auch der Transversaldurchmesser äußerster Notbehelf ist. Die wahre Größe des ganz unregelmäßig gestalteten Herzkörpers kann mit ihm niemals auch nur einigermaßen exakt festgestellt werden. Hierzu

[1] Moritz: in Muskelarbeit und Blutkreislauf. Jena 1928.
[2] Knothe, Münch. med. Wsch. **1928**, 44.
[3] Schatzki, Verh. Berl. Med. Ges. 1928.
[4] Dietlen: Dtsch. Arch. klin. Med. **88** (1906).
[5] Herxheimer: Z. klin. Med. **96** (1923).
[6] Deutsch u. Kauf: Herz und Sport. Berlin u. Wien 1924.
[7] Krause u. Heinroth: Z. physik. Ther. **32** (1926).

müßte eine Methodik gefunden werden, die in der von SCHATZKI[1] angegebenen Richtung liegt.

Ist mit dem Transversaldurchmesser nun ein wenigstens verhältnismäßig brauchbarer Anhalt für die Herzgröße gewonnen, so fragt es sich weiter, wie die *Beurteilung* seiner Größe vor sich gehen soll. Es ist selbstverständlich, daß die Herzgröße, bevor sie zwischen verschiedenen Individuen verglichen wird, mit der Gesamtheit des dazugehörigen Individuums in Beziehung gesetzt werden muß. Nach HIRSCH[2] und DIBBELT[3] bestehen ganz bestimmte gesetzmäßige Beziehungen zwischen der Skelettmuskulatur und der Herzmuskulatur in bezug auf ihre Masse. Es bestehen zwar offensichtlich auch Beziehungen zur Körperlänge und zum Alter des Individuums, doch sind diese Beziehungen nicht so enge (GROEDEL[4], DIETLEN[5]). Stärkere Beziehungen bestehen dagegen zum Brustumfang (GROEDEL[4], RAUTMANN[6]). Es muß also nun der Transversaldurchmesser, mit einem oder mehreren Kennzeichen des gesamten Organismus in Beziehung gesetzt, verglichen werden. Dies kann in der verschiedensten Form geschehen. Es kann, wie es mehrfach geschehen ist (DIETLEN, GROEDEL u. a.), das Gewicht als alleiniger Vertreter des Organismus genommen und Gewichtsklassen gebildet werden, für die der mittlere Transversaldurchmesser ermittelt wird. Dies ist eine etwas ungenaue Form solchen Vergleiches mit dem Körpergewicht. Denn es kommt dabei natürlich sehr auf die Gewichtsverteilung innerhalb der Gewichtsklasse an. Wenn diese etwas größer ist, beispielsweise von 55—60 kg, so wird es recht viel bedeuten, ob das Mittel bei 56 oder bei 59 kg liegt. Diesen Fehler vermeidet man, wenn man den *einzelnen* Transversaldurchmesser mit dem Körpergewicht vergleicht. Dies läßt sich nach dem Vorgang von NICOLAI und ZUNTZ[7] so ausführen, daß man das Herz als eine Kugel ansieht, deren Radius der halbe Transversaldurchmesser ist. Diese Annahme entspricht zwar keineswegs den wirklichen Verhältnissen; sie ist aber notwendig, wenn man den Transversaldurchmesser, der ja eine Größe der ersten Potenz ist, mit dem Gewicht, einer Größe der dritten Potenz, in direkte Relation setzen will. Die Annahme hat also lediglich den Zweck, rein rechnerisch die Beziehung auf das Körpergewicht zu ermöglichen. Auf die gleiche Art kann natürlich auch die Beziehung zu anderen Größen der dritten Potenz hergestellt werden, wie zum Beispiel zum Rumpfvolumen. Dies Verfahren ist u. a. von BRUGSCH[8], HERXHEIMER[9] und W. MÜLLER[10] angewandt worden.

Will man lediglich den Brustumfang bzw. die röntgenologisch gemessene Lungenbreite mit der Herzgröße in Beziehung setzen, so wird man dies direkt nach dem Vorgang von GROEDEL tun können, da es sich ja hier um zwei lineare Größen handelt. GROEDEL hat für den Quotienten basale Lungenbreite: Transversaldurchmesser, orthodiagraphisch gemessen, einen Durchschnitt von 1,91 ermittelt. Für die Fernaufnahme ändert sich dieses Mittel nicht, da die Zentralprojektion sowohl die basale Lungenbreite wie den Transversaldurchmesser in gleichem Verhältnis vergrößert.

Diese Methode des Vergleiches hat, so interessant sie an sich auch ist, den Nachteil, daß sie die Herzgröße mit der Größe eines Organs vergleicht, das den

---

[1] SCHATZKI: Zitiert auf S. 700.
[2] HIRSCH: Dtsch. Arch. klin. Med. **64**, **68** (1899, 1900).
[3] DIBBELT: Dtsch. med. Wschr. **1917**.
[4] GROEDEL: Grundriß und Atlas der Röntgendiagnostik.
[5] DIETLEN: Zitiert auf S. 700.
[6] RAUTMANN: Untersuchungen über die Norm. Jena 1921.
[7] NICOLAI u. ZUNTZ: Berl. klin. Wschr. **1914**.
[8] BRUGSCH: Allgemeine Prognostik. [9] HERXHEIMER: Zitiert auf S. 700.
[10] MÜLLER, W.: Z. physik. Ther. **30** (1925).

gleichen Einflüssen unterliegt wie das Herz selbst, wenigstens in bezug auf die Muskelarbeit. Wenn nämlich die Atmung bei der Arbeit stark in Anspruch genommen wird, so ist dies in der Hauptsache durch die starken Verschiebungen im Säurebasengleichgewicht zu erklären, weiter aber auch durch die Anhäufung von Sauerstoffschulden im Körper. Diese Schulden können nur durch besondere Anspannung derjenigen Organe, die den Sauerstoff vermitteln, nämlich des Herzens und der Lungen, gedeckt werden; es werden also beide Organe stark, wenn auch vielleicht nicht in völlig gleicher Weise, in Anspruch genommen. Eine Disharmonie in der Größenentwicklung des Herzens infolge körperlicher Anstrengung wird daher durch den Vergleich des Herzens mit den Lungen möglicherweise oder sogar wahrscheinlich nicht so deutlich zum Ausdruck kommen, als wenn andere Organe zu diesem Vergleich herangezogen werden.

Eine recht genaue Methode ist zweifellos die von Rautmann[1]. Er hat an größerem Material die Variation von Körperlänge, Brustumfang und Gewicht ermittelt, die zu jedem Transversaldurchmesser gehören. Hat man nun diese Maße von einer Versuchsperson, so kann man den nach Rautmann zu erwartenden Transversaldurchmesser errechnen und mit dem tatsächlich ermittelten vergleichen. Nach Rautmann fallen Abweichungen von dem so errechneten Mittel bis zu 0,6 cm nach oben oder unten noch in den Bereich des Normalen.

Dies Verfahren hat den Nachteil, daß es etwas komplizierter ist als die anderen. Außerdem überwertet es durch die Beteiligung des Brustumfangs vielleicht etwas zu sehr die Entwicklung der Lungen. Für die Beurteilung der Herzgröße genügt meines Erachtens für die oben skizzierte Fragestellung der Vergleich mit dem Körpergewicht allein. Diese Methode ist einfach und daher leicht anwendbar. Sie hat den unbestreitbaren Vorteil, daß das Vergleichsobjekt, im wesentlichen die große Masse der Skelettmuskulatur, nicht denselben Einflüssen unterliegt wie das Herz und die Lungen. Für die Massenentwicklung des Muskels spielt die sich in ihm entwickelnde Sauerstoffschuld, die zudem nur eine sehr begrenzte Höhe erreichen kann, keine große Rolle, sondern die Hubhöhe, die er zu überwinden hat. Es ist also anzunehmen, daß sich die gleiche körperliche Arbeit am Skelettmuskel unter gewissen Umständen anders auswirkt als am Herzmuskel, so daß eine Disharmonie in der Entwicklung beider bei ihrem Vergleich zum Ausdruck kommen muß.

Will man nun den Einfluß einer bestimmten Arbeitsform (Sportart) oder einer bestimmten Intensität des Trainings auf die Herzgröße untersuchen, so wird man auf die Auswahl der *Versuchspersonen* große Umsicht verwenden müssen. Es werden ganz bestimmte Vorbedingungen zu erfüllen sein, wenn man einwandfreie Ergebnisse erlangen will. Die Versuchspersonen müssen klinisch gesund und auch völlig frei von Beschwerden sein, die sich auf die inneren Organe beziehen könnten. Die Sportart, deren Einfluß Gegenstand der Untersuchung ist, muß von ihnen fast ausschließlich und mit genügender Intensität (wettkampfmäßig) und schon längere Zeit (mehrere Jahre) betrieben sein. Hierfür müssen bestimmte Nachweise (Wettkampferfolge) vorliegen. Es eignen sich danach am besten für solche Untersuchungen die qualifizierten Teilnehmer an den Meisterschaften eines größeren Landes, nicht aber etwa die zufällig an einem lokalen Wettkampf teilnehmenden Sportsleute.

3. Ergebnisse.

Schon aus den länger zurückliegenden Untersuchungen von Parrot[2] und Bergmann[3] ergab sich, daß zwischen der Herzgröße freilebender und domesti-

[1] Rautmann: Zitiert auf S. 701. [2] Parrot: Inaug.-Dissert. München 1893.
[3] Bergmann: Inaug.-Dissert. München 1884.

zierter Tiere, Tieren mit großen und kleinen Arbeitsleistungen große Verschiedenheiten bestehen. So haben Haustiere ein viel kleineres relatives Herzgewicht als die Vertreter der gleichen Art, die wild leben (Hase, wildes Kaninchen — Stallkaninchen, Hausente — Wildente) (s. Tab. 1). Vögel mit größeren Flugleistungen haben die größeren Herzen.

Tabelle 1. Relatives Herzgewicht (bezogen auf das Körpergewicht) verschiedener Tierarten. (Nach GROBER.)

Stallkaninchen	2,40
Wildes Kaninchen	2,76
Hase	7,75
Eichhorn	6,40
Hamster	4,40
Hausente	6,98
Wildente	11,02
Moorschneehuhn	11,08
Alpenschneehuhn	16,30

Am Menschen gibt es gleich exakte Untersuchungen nicht. Wir wissen lediglich aus älteren Untersuchungen von HIRSCH und von DIBBELT, daß die Herzgröße des Gesunden in bestimmter fester Beziehung zur Masse der Körpermuskulatur steht.

Dagegen haben tierexperimentelle Untersuchungen gewisse Aufklärung gebracht.

KÜLBS[1], GROBER[2] und BRUNS[3] haben Hunde in der Tretbahn arbeiten lassen und Kontrollhunde gleichen Wurfs bei körperlicher Ruhe gehalten. Alle drei Autoren kamen zu dem Ergebnis, daß sowohl Skelettmuskulatur wie auch das Herz bei den Arbeitstieren an Masse zunahmen; bei KÜLBS und GROBER nahmen die Herzen aber auch relativ zu, d. h. mehr als die Skelettmuskeln, während dies bei BRUNS lediglich in gleichem Verhältnis erfolgte. BRUNS führt diesen Unterschied wohl mit Recht auf die Art der Arbeit zurück. Die von ihm angewandte Arbeitsform war von kürzerer Dauer und dafür schwerer als die von KÜLBS und GROBER. Es kann kaum ein Zweifel darüber bestehen, daß ein Lauf von 2—3 km bei 1000—1400 m Steigung in einer halben Stunde schon eine Art schwerathletischer Leistung darstellt.

SECHER[4] trainierte Laboratoriumsratten in einer Lauftrommel. Nach ihrer Tötung wurde das Herzgewicht mit der Skelettmuskulatur verglichen und das gleiche Verhältnis bei nicht trainierten Kontrolltieren des gleichen Wurfes hierzu in Beziehung gesetzt. Das Proportionalgewicht des Herzens betrug bei den untrainierten Ratten 4,2‰, bei den trainierten Ratten 5,1‰, was etwa dem Wert bei wilden Ratten entspricht. Die Zunahme der Herzmuskelmasse war also eine deutliche.

PETOW und SIEBERT[5] haben unter anderen Gesichtspunkten ähnliche Versuche angestellt. Sie haben Ratten verschieden schnell laufen lassen, die eine Gruppe schnell bis zum Rande der Leistungsfähigkeit und dabei ziemlich lange, die andere wesentlicher langsam und viel längere Zeit. Es fand sich hier ein deutlicher Unterschied zugunsten des Herzgewichts bei den schneller laufenden Ratten. Die anderen zeigten keine Herzvergrößerung.

Hierher gehören auch die schönen Beobachtungen von M. MÜLLER[6] an Pferden. Er fand, daß die schweren Kaltblüter schwerere und kapablere Herzen

---

[1] KÜLBS: Arch. f. exper. Path. **55** (1906).
[2] GROBER: Dtsch. Arch. klin. Med. **91** (1907) — Arch. f. exper. Path. **59** (1908).
[3] BRUNS: Münch. med. Wschr. **1909**.
[4] SECHER: Z. exper. Med. **32** (1923); **47** (1925).
[5] PETOW u. SIEBERT: Z. klin. Med. **102** (1925).
[6] MÜLLER, M.: Med. Klin. **1911**.

haben, daß aber, relativ betrachtet, die leichten Laufpferde, insbesondere auch die Rennpferde ein größeres Herzgewicht und Fassungsvermögen haben. Auch hier zeigt sich also besondere Einwirkung großer körperlicher Arbeit auf die Herzgröße.

So widerspruchsvoll auch diese am Tier gewonnenen Ergebnisse scheinen, so lassen sie sich doch unter gewissen Gesichtspunkten verstehen. Es ist von vornherein ganz unwahrscheinlich, daß *jede* körperliche Arbeit zu einer gleich starken relativen Vergrößerung des Herzens führt. Eine Vergrößerung des Herzens wird vielmehr erst dann eintreten, wenn seine Arbeit über das gewohnte Maß hinausgeht, und zwar, wenn der Herzmuskel genötigt ist, ein größeres Volum Flüssigkeit zu heben (mit größerem Schlagvolumen zu arbeiten — Fr. Kraus[1]), d. h. seine Hubhöhe vergrößern muß (v. Weizsäcker[2]). Das gleiche gilt für den Skelettmuskel. Wenn das Herz in solcher Weise gezwungen wird, auf die Mehrbelastung mit Zunahme seiner Muskelmasse zu antworten, so wird es um so stärker reagieren, je stärker die Mehrbelastung ist.

Es gibt nun Arbeitsarten, die das Herz und den Skelettmuskel sehr verschieden stark in Mitleidenschaft ziehen. Als Beispiel kann der Vertreter einer typischen Dauerwettkampfleistung, der Langstreckenläufer, gelten. Seine Laufschnelligkeit ist eine recht geringe, d. h. seine Muskeln haben keinerlei erhöhte Arbeit in der Zeiteinheit zu leisten, insbesondere wird ihre gewohnte Hubhöhe völlig ausreichen. Irgendein Grund zum Wachstum liegt für sie also nicht vor. Anders beim Herzen. Bald nach Beginn des Laufes hat der Läufer die ihm zur Verfügung stehenden Sauerstoffreserven verbraucht. Da er in der Zeiteinheit viel mehr Sauerstoff zur Erholung benötigt, als er aufnehmen kann, entsteht ein immer stärker werdendes Sauerstoffdefizit (Debt nach A. V. Hill), das der Arbeit schließlich ein Ziel setzen würde, wenn sie nicht so weit abnimmt, daß Sauerstoffaufnahme und Sauerstoffverbrauch sich die Waage halten. Die Arbeit kann also nur in einer solchen Intensität weitergeführt werden, wie es möglich ist, ohne daß das „Debt" über die Grenze des Erträglichen hinauswächst (vgl. Abschnitt II. im Beitrage Simonson S. 748). Das Organ aber, das in erster Linie für die Beseitigung des Debts zu sorgen hat, ist das Herz. Es hat dauernd an der Grenze der Leistungsfähigkeit zu arbeiten, weil die größtmögliche Beschleunigung des Blutumlaufs zu der Verringerung des O_2-Defizits erheblich beiträgt. Es zeigt sich also, daß während eines Langstreckenlaufs der Skelettmuskel in der Zeiteinheit nur eine geringe Leistung zu vollbringen hat, während das Herz dauernd maximal arbeiten muß. Es würde nicht verwundern, wenn sich beide Organe infolge dieser ganz verschiedenen Anforderungen verschieden entwickeln.

Anders ist es beim Kurzstreckenlauf. Hier muß der Skelettmuskel maximal arbeiten, und auf die Zeiteinheit berechnet, ist seine Arbeit recht groß. Auch das Herz hat maximal zu arbeiten, aber nur für einen außerordentlich kurzen Zeitraum. Hier sind also die Anforderungen an beide Organe eher gleich groß.

Betrachten wir die geschilderten Versuchsergebnisse der verschiedenen Autoren unter diesen Gesichtspunkten, so wird vieles klar, und die Widersprüche zwischen den verschiedenen experimentellen Versuchsergebnissen verschwinden. Am deutlichsten wird dies bei den Versuchen von Petow und Siebert. Hier sind zwei ganz verschiedene Arbeitsarten angewendet worden. Die schnell laufenden Tiere vollbrachten eine typische Dauerleistung, die naturgemäß zu einer relativen Herzvergrößerung führen mußte. Die langsam laufenden Tiere strengten weder die Skelettmuskeln noch das Herz übermäßig an. Infolgedessen konnte bei ihnen eine disharmonische Entwicklung auch nicht auftreten.

[1] Kraus, Fr.: Verh. Kongr. inn. Med. **1909**, 316.
[2] v. Weizsäcker: Dtsch. Arch. klin. Med. **133** (1920).

Es erhebt sich nun die Frage, ob diese Herzvergrößerungen, die beim Tier offensichtlich vorkommen, auch beim Menschen vorhanden sind, bzw. ob sie so groß sind, daß sie nachgewiesen werden können. Eine große Anzahl von Autoren hat sich mit diesem Problem beschäftigt. SCHIEFFER[1] hat gezeigt, daß Soldaten, die Radfahren betrieben, größere Herzen hatten als andere. Auch konnte er den Nachweis führen, daß die Art der Berufsarbeit von Einfluß auf die Herzgröße ist. Dies letztere ist von KLEWITZ[2] und in neuester Zeit von BREZINA[3] bestätigt worden. Allerdings ist die Vergrößerung, die dieser Autor für die Herzen der Schwerarbeiter findet, ziemlich gering, und PODKAMINSKY[4] konnte bei Lastträgern überhaupt keine Vergrößerung nachweisen.

MAASE und ZONDEK[5] fanden Herzvergrößerungen bei 40 Infanteristen, die im Weltkrieg täglich lange Märsche hatten machen müssen und keinerlei Herzbeschwerden hatten, sondern wegen Verletzungen ins Lazarett kamen. Dagegen konnte EIMER[6] bei den Teilnehmern am Heeresgepäckmarsch 1927 keine Herzvergrößerung finden, obwohl anzunehmen ist, daß die Versuchspersonen auf diese Anstrengung längere Zeit hindurch trainiert waren. Die Beobachtungen von R. KAUFMANN[7] können in diesem Zusammenhang nicht verwertet werden, weil bei seinen Versuchspersonen krankhafte Störungen am Herzen nicht auszuschließen sind.

Ausgedehnte Untersuchungen an einer Reihe von Sportzweigen sind von HERXHEIMER[8] und DEUTSCH und KAUF[9] angestellt worden. Der erstere stützt sich auf die Herzmasse von 171 ausgesucht trainierten Leuten, Teilnehmern an den Deutschen Kampfspielen 1922. Diese Ergebnisse sind später noch durch Untersuchungen an Rennradfahrern und Rennruderern (W. MÜLLER[10]) ergänzt worden. Sie sind in der Tab. 2 enthalten.

Tabelle 2.

Sportart	Boxen	Mehrkampf	Schwimmen	Schwerathletik	Mittelstreckenlauf	Langstreckenlauf	Rudern	Marathonlauf	Skilanglauf	Amateurradfahrer		Berufsrennfahrer
Zahl der Fälle	16	17	15	29	19	12	35	27	16	38		12
Durchschnittl. Quotient	1/72,5	1/67,2	1/63,8	1/63,3	1/60,3	1/57,2	1/55,8	1/55,2	1/50,8	1/47,5	1/44,6	1/40,3

Vergleich des Quotienten $\frac{\text{Herzvolumen}}{\text{Körpergewicht}}$ bei verschiedenen Sportarten.

Aus ihr ersieht man, daß eine Reihe von Sportarten keine Änderungen im Verhältnis von Herzgröße zu Körpergewicht hervorbringt, so Mehrkampf, Schwimmen, Schwerathletik und Boxen, deren Werte im Normbereich liegen, während andere, wie Langstreckenlauf, Marathonlauf, Skilanglauf, Rennrudern

[1] SCHIEFFER: Dtsch. Arch. klin. Med. **89** (1907).
[2] KLEWITZ: Münch. med. Wschr. **1918**.
[3] BREZINA: Arch. f. Hyg. **95** (1925).
[4] PODKAMINSKY: Arb.physiol. **1** (1929).
[5] MAASE u. ZONDEK: Z. klin. Med. **81** (1915).
[6] EIMER: Z. exper. Med. **60** (1928).
[7] KAUFMANN, R.: Münch. med. Wschr. **1916** — Wien. Arch. inn. Med. **1** (1920).
[8] HERXHEIMER: Zitiert auf S. 701.
[9] DEUTSCH u. KAUF: Zitiert auf S. 700.
[10] MÜLLER, W.: Zitiert auf S. 701.

und Rennradfahren, alles typische Dauerleistungen, Herzvergrößerungen hervorbringen, die teilweise recht erheblich sind.

Deutsch und Kauf haben einen etwas anderen Weg eingeschlagen. Sie haben fast 4000 Sportsleute aus Wien und Umgebung untersucht, also weniger Gewicht auf die Auswahl nach der Intensität der betriebenen Sportart, als auf die Zahl der Untersuchten gelegt. Denn es versteht sich von selbst, daß unter 4000 Sportsleuten aus relativ kleiner Bevölkerungsmenge die Mehrzahl nicht in einem einzigen Sportzweig hochtrainiert sein wird. Trotzdem haben auch sie bestimmte Unterschiede zwischen den einzelnen Sportarten gefunden (Tab. 3). Relativ geringe Vergrößerungen fanden sich beim Fechten, Boxen, Fußball, Schwerathletik und Leichtathletik, stärkere bei Ringen, Touristik und Schwimmen, recht erhebliche bei Radfahren, Rudern und Skilauf. Es zeigt sich also, daß gerade in den drei letztgenannten Sportarten volle Übereinstimmung mit den Ergebnissen von Herxheimer besteht.

Tabelle 3.
(Nach Deutsch und Kauf [gekürzt].)

Sportart	Proz. der Fälle, die eine Herzvergrößerung zeigten
Rudern	27,3
Ski	18,2
Radfahren	15,3
Schwimmen	14,9
Ringen	11,0
Touristik	9,4
Schwerathletik	9,3
Leichtathletik	8,8
Fechten	4,4
Boxen	3,1
Fußball	2,7

Im einzelnen ist dazu zu bemerken, daß in bezug auf den vergrößerten Einfluß des Schwimmens die Ergebnisse von Deutsch und Kauf besonders beachtlich sind, da ihnen hier im Gegensatz zu den andern Sportarten besonders viel gut trainierte Versuchspersonen zur Verfügung standen, die nach verschiedenen Gesichtspunkten gruppiert werden konnten, was bei den Untersuchungen von Herxheimer nicht möglich war. Die einzige wesentliche Differenz zwischen Deutsch und Kauf einerseits und Herxheimer andererseits findet sich bei den Läufern. Die ersteren haben hier keinen Unterschied in bezug auf die Länge der Laufstrecke festgestellt. Dies erklärt sich aber vielleicht daraus, daß ihnen nicht genügend hochtrainierte Versuchspersonen aus den längeren Laufstrecken zur Verfügung standen.

Die Herzgröße von Marathonläufern ist inzwischen noch mehrfach Gegenstand der Untersuchung gewesen. Gordon, Leviné und Wilmaers[1] haben keine Vergrößerungen gefunden, schließen dies aber aus einigen Beobachtungen, die sie nach dem Lauf angestellt haben, indem sie einzelne Läufer 60 Minuten nach dem Lauf, andere viele Tage später untersuchten. Die ersteren Beobachtungen sind aber deshalb nicht verwertbar, da um diese Zeit noch Herzverkleinerungen als direkte Anstrengungsfolge die Regel sind. Die später gemessenen Herzen sind auffallend groß. Auch die späteren Mitteilungen von Gordon[2] sind nicht beweisend, da sie lediglich besagen, daß die Herzen bereits trainierter Marathonläufer sich innerhalb zweier Jahre nicht vergrößerten. Aus neuester Zeit stammen Beobachtungen von Hug[3], die aber der Methodik wegen (es handelt sich um Nahzeichnungen) nicht verwertbar sind.

An Ruderern hat Filip[4] die Ergebnisse von W. Müller und Deutsch und Kauf bestätigen können.

[1] Gordon, Leviné u. Wilmaers: Arch. int. Med. **33** (1924).
[2] Gordon: Amer. J. Roentgenol. **14** (1925).
[3] Hug: Schweiz. med. Wschr. **1928**.
[4] Filip: Rev. méd. de l'est. **54** (1926).

An Skiläufern hat KNOLL[1] dagegen keine Herzvergrößerung finden können. Bei KAUP, GOTTHARDT, HOFERER und SPATZ[2] finden wir jedoch Angaben, die in dem Quotienten Herzvolum : Körpergewicht recht gut mit denen von HERXHEIMER übereinstimmen. Diese Autoren sehen dementsprechend die Herzen ihrer Skiläufer gegenüber denen von Untrainierten als vergrößert an, finden aber gegenüber trainierten Läufern und Schwimmern keinen Unterschied. Jüngst hat HUG[3] an 91 hervorragend trainierten Skiläufern Untersuchungen angestellt. Leider sind aber anscheinend nur wenige Fernaufnahmen, sondern meist Fernzeichnungen gemacht worden. Trotzdem HUG für diese Methode einen Fehler von — 0,15 cm errechnet, müssen wir sie aus den früher geschilderten Gründen und in Übereinstimmung mit HAMMER als nicht ausreichend betrachten. HUG fand nur bei 13% seiner Untersuchten die Herzgröße oberhalb der Norm. Übrigens scheint er die Teilnehmer am Sprunglauf ebenfalls bei seinen Berechnungen verwertet zu haben, die eine ganz andere Leistung ausführen und daher ganz anders zu beurteilen sind als die Langläufer. Auch die von ihm untersuchten Patrouillenläufer sind nicht geeignet, weil ihre Laufgeschwindigkeit sich nach dem schwächsten Patrouillengänger richtet, also nicht maximal ist, und sie nur teilweise internationale Klasse erreichen. Zieht man diese beiden Kategorien ab, so bleiben nur 49 Fälle übrig, von denen nach HUGs Mitteilungen wohl nur relativ wenige Photographien vorliegen dürften. Die Durchschnitte der Transversaldurchmesser dieser 49 Fälle liegen noch deutlich *unter* (4 mm) der nach RAUTMANN errechneten Norm!

Abgesehen von diesen Untersuchungen aus einer einzelnen Sportart sind noch Mitteilungen von EIMER[4] und von ŠIRL[5] zu erwähnen. Letzterer gibt an, daß die Herzgröße von 626 sporttreibenden jungen Männern der Intensität der Übung parallel ging. Ersterer fand bei den Teilnehmern eines akademischen Olympias keine Herzvergrößerungen, sondern nur bei den Altakademikern. Hierzu ist allerdings zu bemerken, daß die Versuchspersonen wohl kaum als besonders hochtrainiert gelten konnten. Dies traf lediglich für einzelne zu.

Ältere Arbeiten, die ohne Röntgenuntersuchungen ausgeführt sind (HENSCHEN[6], HOLST[7]) müssen wegen der Größe des methodischen Fehlers hier außer Betracht bleiben.

In neuester Zeit hat nun RAUTMANN[8] sich in verschiedenen Veröffentlichungen mit dem Problem der Herzvergrößerung durch den Sport beschäftigt. Die Quintessenz seiner Ausführungen ist die, daß es *normalerweise* überhaupt keine Herzvergrößerungen im Sport gebe. Er sucht dies mit Hilfe seines korrelativen Meßverfahrens zu beweisen. Da jede Zunahme an Körpergewicht erfahrungsmäßig mit einer Zunahme an Herzgröße verknüpft sei, aber auch zu einem vergrößerten Brustumfang und zu einer größeren Körperlänge ein größeres Herz gehöre, so seien die hierdurch zu erwartenden Größenänderungen des Herzens nicht als irgendwie krankhaft zu bezeichnen und könnten auch nicht durch die betreffende Sportart bedingt sein, soweit diese nicht auch eine Änderung des gesamten Organismus (eben in Beziehung auf Gewicht und Brustumfang) hervorgerufen habe. RAUTMANN stützt sich bei seinen Darlegungen

---

[1] KNOLL: Der Skiwettläufer. Bern 1924.
[2] KAUP, GOTTHARDT, HOFERER u. SPATZ: Münch. med. Wschr. **74** (1927).
[3] HUG: Die sportärztlichen Ergebnisse der II. Winterolympiade. Bern 1928.
[4] EIMER: Sitzgsber. Ges. Naturwiss. Marburg **1925**. [5] ŠIRL: Čas. lék. česk. **1927**.
[6] HENSCHEN: Mitt. med. Klin. Upsala, Jena. **1899**.
[7] HOLST: Aarbok 1920 Foreningen Ski Idraetens Fremme.
[8] RAUTMANN: Klin. Wschr. **1927** — Brugschs Erg. d. ges. Med. **1927**.

auf seine Normuntersuchungen, die er während des Krieges an einer großen Zahl von Fliegerkandidaten ausgeführt hat. Eigene Untersuchungen an einem großen Vergleichsmaterial von Sportsleuten fehlen ihm leider, und so ist er darauf angewiesen, die Untersuchungsergebnisse anderer Autoren nach seinem Verfahren umzurechnen. Dies Fehlen eigenen Vergleichsmaterials ist ein großer Mangel, der jeden etwaigen methodischen Fehler aus einem nur relativen zu einem absoluten werden läßt. Dieser Mangel wird dadurch besonders fühlbar, daß die „Normwerte" von Rautmann gegenüber den übrigen an untrainierten Gesunden gewonnenen Werten, wie sie z. B. von Hammer[1], Groedel[2], Otten[3] und v. Teubern[4] angegeben sind, recht groß erscheinen, worauf ich schon früher hingewiesen habe.

Abb. 259. Ruderer. Sieger im Riemenzweier. 81,2 kg

An sich wird man die Rautmannsche Betrachtungsweise durchaus anerkennen können. Ein Herz wird nur dann als vergrößert anzusehen sein, wenn es stärker vergrößert ist, als es nach den hierfür bedeutungsvollen Körpermaßen angenommen werden kann. Seine Schlüsse sind nur deshalb nicht maßgebend, weil er auf Grund seiner zu hohen Normwerte glaubt, daß erfahrungsmäßig bei keiner Sportart bisher in der Regel Herzvergrößerungen festgestellt worden seien. Er hat z. B. die Werte von Deutsch und Kauf nach seiner Methode geprüft und hierbei nur geringe Unterschiede zwischen den verschiedenen Sportarten gefunden. Er vergißt aber, daß das Charakteristische der Versuchspersonen der Wiener Autoren das eine ist, daß es sich um außerordentlich viele und daher nicht unter dem Gesichtspunkt hervorragender Trainierung

[1] Hammer: Zitiert auf S. 699. [2] Groedel: Zitiert auf S. 701.
[3] Otten: Dtsch. Arch. klin. Med. **105** (1912).
[4] v. Teubern: Fortschr. Röntgenstr. **24** (1917).

oder Leistungsfähigkeit ausgesuchte Individuen handelt, bei denen daher auch keine großen Unterschiede erwartet werden können. Er vergißt auch, daß ich an meinem ganz anders gearteten Material auch nach seiner Berechnungsart sehr große, weit außerhalb der Fehlergrenzen liegende Unterschiede zwischen den einzelnen Sportarten gefunden habe (s. Tab. 4). Wenn seine eigenen Normalwerte hier zugrunde gelegt werden sollten, würden die Vertreter der verbreitetsten Sportarten nach meinen Untersuchungen deutlich *verkleinerte* Herzen haben. Und dies wird man nicht für wahrscheinlich halten können. Aus diesem Grunde ist auch seine oft wiederholte Behauptung, die Skiläufer hätten keine Herzvergrößerung, ohne Beweiskraft, da die Untersuchungen, auf die er sich stützt, eben lediglich an Skiläufern und nicht auch an Kontrollpersonen ausgeführt

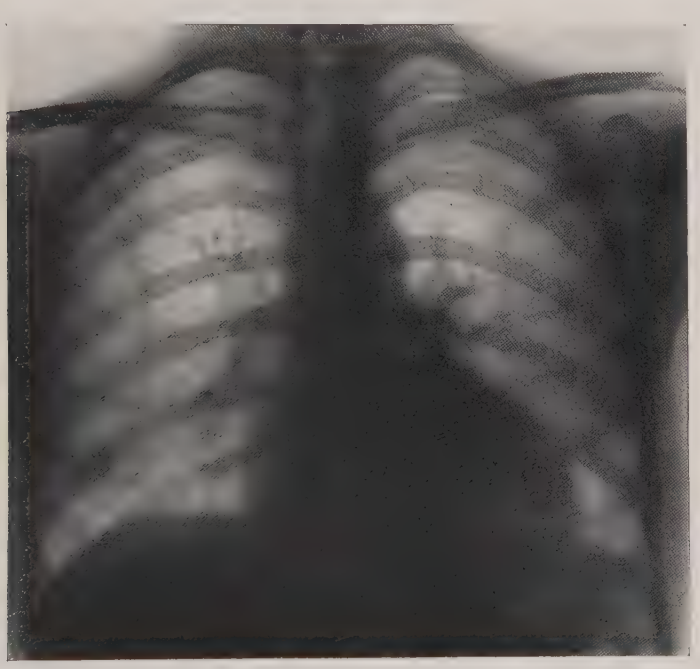


Abb. 260. Finnischer Marathonläufer. 60,9 kg.

sind. Schon die Untersuchungen von Hug zeigen trotz ihrer ungenügenden Methodik, daß ein sehr deutlicher Unterschied zwischen den Skiläufern und den gleichzeitig untersuchten Eishockeyspielern besteht, die ein kleineres Herz haben.

Trotzdem ich nie daran gezweifelt habe, daß meine Beobachtungen in dieser Richtung zu Recht bestehen, habe ich wegen der relativen Kleinheit meines Materials die Gelegenheit benutzt, in Amsterdam, anläßlich der olympischen Spiele 1928, nochmals eine Reihe hervorragend gut trainierter Sportsleute aus einer Anzahl von Sportarten zu untersuchen. Hier hat sich wieder genau das gleiche Bild ergeben wie bei meinen früheren Beobachtungen; sie sind in der Tab. 4 niedergelegt. Es kann nun keinem Zweifel mehr unterliegen, daß die Vertreter der Dauersportarten wirklich vergrößerte Herzen haben.

Der besseren Anschaulichkeit wegen sind 2 Fernaufnahmen eines Ruderers und eines Marathonläufers, die meinen Amsterdamer Untersuchungen entnommen sind, beigefügt (s. Abb. 259 und Abb. 260).

Tabelle 4.

	Mehrkampf	Kurzstreckenlauf	Langstreckenschwimmen	Schwerathletik	Mittelstreckenlauf	Kurzstreckenradfahren	Boxen	Rudern	Langstreckenradfahren	Marathonlauf
Berechnung nach dem Herzquotienten.										
Anzahl . . .	23	33	19	28	24	16	18	25	14	46
Gewicht . . .	79,06	66,05	79,51	79,43	65,28	69,52	61,18	75,20	68,62	59,39
Transversaldurchmesser	13,36	12,65	13,57	13,875	13,13	13,41	13,04	14,06	13,91	13,47
Herzquotient .	$\frac{1}{63,3}$	$\frac{1}{62,3}$	$\frac{1}{63,8}$	$\frac{1}{56,8}$	$\frac{1}{55,1}$	$\frac{1}{55,1}$	$\frac{1}{52,7}$	$\frac{1}{51,7}$	$\frac{1}{48,7}$	$\frac{1}{46,4}$
Herzquotient der Vp. von 1922 u. 1923	$\frac{1}{67,2}$		$\frac{1}{63,8}$	$\frac{1}{63,3}$	$\frac{1}{60,3}$	—	$\frac{1}{72,5}$	$\frac{1}{55,8}$	$\frac{1}{47,5}$ — $\frac{1}{44,6}$	$\frac{1}{55,2}$
Berechnung nach dem korrelaten Meßverfahren.										
Anzahl . .	19	22	15	23	19	13	16	25	13	31
Größe	181	174	176	172	175	171	170	180	171	167
Gewicht . . .	78,0	66,7	80,5	78,0	65,6	69,5	60,1	74,8	68,4	60,1
Brustumfang .	95,5	89,0	101,8	101,1	90,1	91,0	93,4	96,0	92,4	88,4
Transversaldurchmesser	13,28	12,52	13,63	14,37	13,16	13,52	12,96	14,13	13,79	13,42
Soll nach Rautmann . . .	14,4	13,4	15,1	15,1	13,4	13,9	13,5	14,2	13,9	13,2
Differenz. . .	— 1,12	— 0,88	— 1,47	— 0,73	— 0,24	— 0,38	— 0,54	— 0,07	— 0,11	+ 0,22

4. Hypertrophie oder Dilatation?

Es muß von vornherein von größter Bedeutung scheinen, ob es sich bei der beschriebenen Herzvergrößerung um eine Hypertrophie oder eine Dilatation oder um beides handelt. An Äußerungen hierüber ist in der Literatur kein Mangel. Ich selbst habe von jeher den Standpunkt vertreten, daß es sich bei diesen Herzen nicht um Schädigungen der Herzkraft handeln könne, da die Leistungsfähigkeit der betreffenden Individuen ja gerade besonders groß sei. Sie sei gegenüber den Herzen anderer sicher gesteigert. Eine gesteigerte Leistungsfähigkeit sei aber auf die Dauer nur möglich, wenn der Muskel kräftiger sei, d. h. mehr heben könne. Die Hypertrophie sei also für diese Herzen das Wesentliche. Deutsch und Kauf vertreten einen dem diametral entgegengesetzten Standpunkt, von dem Deutsch[1] auch in neuester Zeit nicht abzuweichen scheint. Nach ihnen handelt es sich um eine (krankhafte) reine Dilatation. Dies gehe daraus hervor, daß man schon kurze Zeit nach Aussetzen des Trainings (4—6 Wochen) eine Rückbildung der Herzvergrößerung nachweisen könne. Diese Erweiterung sei gewissermaßen das „Negativ" des Erholungsprozesses, und je länger sie andauere, um so anstrengender sei auf das Herz eingewirkt worden. Bleibe sie bestehen, so sei dies ein Zeichen der Überanstrengung und die Folge davon, daß sich das Herz während der harten Arbeit zu oft und zu stark habe kontrahieren und verkleinern müssen. Bruns und Ewig[2] nehmen einen vermittelnden Standpunkt ein. Zunächst sei eine Dilatation vorhanden, an die sich nach längerer Zeit — Jahren — sportlicher intensiver Betätigung eine Hypertrophie schließe. Schenk[3] glaubt an eine Dilatation auf Grund einer geänderten Regulation im vegetativen Nervensystem — erhöhter Vagustonus —, an die sich

[1] Deutsch: Wien. med. Wschr. **78** (1928); Med. Klin. **1929**, 16.
[2] Ewig: Münch. med. Wschr. **72** (1925).
[3] Schenk: Sitzgsber. Ges. Naturwiss. Marburg **1925**.

später eine Arbeitshypertrophie anschließt. KIRCH[1] hat neuerdings darauf aufmerksam gemacht, daß eine tonogene Erweiterung der linken Kammer durch ihre Verlängerung zustande kommen könne, die röntgenologisch nicht nachweisbar sei.

Eine Reihe von Autoren hat sich demgegenüber für das Vorliegen von Hypertrophie ausgesprochen, so ACKERMANN[2], LAMPÉ, WELTZ, HEINRICH und STRAUBEL[3] JUNDELL[4], SHAW[5]. In diesem Fall dürfte die Meinung der Mehrheit der Autoren das Richtige treffen. Rufen wir uns die experimentellen Ergebnisse von KÜLBS, GROBER, BRUNS, SECHER, PETOW und SIEBERT, M. MÜLLER ins Gedächtnis zurück, so finden wir keinen Grund, an dem Vorliegen einer echten Massenzunahme des Herzmuskels zu zweifeln. Der Einwand von DEUTSCH und KAUF, denen das relativ rasche Zurückgehen der Vergrößerung auffiel, ist nicht stichhaltig. Denn wir beobachten das Auftreten der Hypertrophie schon in recht kurzer Zeit im Experiment, und ebenso auch ihr Verschwinden. Dieser Vorgang hat seine Parallele im Auftreten einer Herzhypertrophie bei der Entstehung von Klappenfehlern. Auch hier kann man unter Umständen eine überaus rasche Volumzunahme des Herzens beobachten. Freilich ist hier auch die Belastung des Herzens eine andauernde, während sie im sportlichen Training nur für gewisse kurze Zeiträume eintritt, also nicht so intensiv wirken kann. Daraus erklärt es sich vielleicht auch zum Teil, warum wir die größten Herzen bei Sportsleuten finden, die schon mehrere Jahre lang hart trainiert haben.

Einerseits ist der Wachstumsreiz für das Herz wahrscheinlich erst optimal, wenn er in einer gewissen Frequenz und in einer bestimmten Dauer auf das Herz einwirkt, andererseits aber wird mit zunehmender Trainiertheit die Leistungsfähigkeit des Organismus größer, so daß hieraus wieder größere Anforderungen an das Herz resultieren und sich neue, größere Wachstumsreize ergeben. Insofern dürfte die Ansicht von BRUNS und EWIG von der erst nach Jahren auftretenden Hypertrophie eine gewisse Grundlage haben. Nur ihre Ansicht von der vorausgehenden Dilatation ist bisher gänzlich unbewiesen. Es ist nicht recht ersichtlich, wodurch diese Dilatation eigentlich entstehen soll, da aus vielen und immer wieder bestätigten Untersuchungen zur Genüge bekannt ist, daß das Herz sich nach akuten Anstrengungen verkleinert und dann langsam wieder zum Ausgangswert zurückkehrt. Nach den Darlegungen von BOHNENKAMP[6] ist diese Herzhypertrophie wahrscheinlich wie die anderen Hypertrophien des Herzens eine Spannungshypertrophie. Für sie gelten einerseits ähnliche Bedingungen wie bei der Hypertension, denn auch bei der Muskelarbeit ist der Blutdruck erhöht. Andererseits nimmt offenbar nicht nur der Druck im Herzen, sondern auch das Volumen zu. Denn die von mehreren Seiten beschriebene Steigerung des Minutenvolumens des Herzens bei Arbeit auf das 3—4fache muß ohne Zweifel auch eine Steigerung des Schlagvolumens im Gefolge haben, da die Pulsfrequenz fast nie in einem solchen Verhältnis gesteigert wird. Ist aber das Schlagvolumen erhöht, so sind auch die Spannungsverhältnisse in den Muskelfasern des Herzens entsprechend verändert.

5. Prognose dieser Hypertrophie.

Schon 1912 hat JUNDELL[4] darauf hingewiesen, daß die Anstrengungshypertrophie des Herzens keine schädlichen Folgen hinterlasse, sondern sich

[1] KIRCH: Z. Kreislaufforschg **20** (1928).
[2] ACKERMANN: Z. klin. Med. **106** (1927).
[3] LAMPÉ, WELTZ, HEINRICH u. STRAUBEL: Dtsch. Arch. klin. Med. **1925**.
[4] JUNDELL: Nord. med. Ark. (schwed.) **1912 II**.
[5] SHAW: Guy's Hosp. Gaz. **35** (1921).
[6] BOHNENKAMP: Klin. Wschr. **8**, 10 (1929).

mit Aufhören des Trainings zurückbilde. Die Beobachtungen von Jundell[1] haben durch die Untersuchungen von Deutsch und Kauf eine ausgezeichnete Bestätigung gefunden. Denn es geht aus ihnen hervor, daß die Herzvergrößerung, die Deutsch und Kauf freilich als Dilatation auffassen, sich zurückzubilden beginnt, wenn die Anstrengung des Trainings aufhört. Da die Tierversuche von Secher diese Beobachtungen durchaus bestätigen, dürfen wir vielleicht annehmen, daß die Herzhypertrophie bei Sportsleuten, wenigstens in ihren höheren Graden, eine temporäre Erscheinung ist, die auf die Periode des harten Trainings beschränkt ist. Daraus ergibt sich prognostisch weiter, daß irgendwelche Nachwirkungen im Sinne einer Schädigung von ihr nicht zu erwarten sind. Allerdings fehlen hier noch Beobachtungen an zahlreicherem Material. Eigene Untersuchungen gemeinsam mit Hahn und Brose[2] haben übrigens gezeigt, daß eine Reihe älterer Sportsleute, die in ihrer Jugend viel Wettkampfsport getrieben und hervorragende Leistungen vollbracht hatten, keineswegs besonders große Herzen hatten. Die Funktion ihres Kreislaufapparates war ausgezeichnet. Die Besorgnisse, die früher zuweilen gegenüber etwaigen schädlichen Spätwirkungen solcher Herzvergrößerungen geäußert wurden, scheinen danach unbegründet zu sein.

6. Herzform.

Die Form dieser vergrößerten Herzen ist äußerst verschieden. Die Faktoren, die beim untrainierten Gesunden eine Rolle spielen, sind auch hier maßgebend. Es ist sehr wesentlich, ob es sich um einen langgestreckten, schmalen Brustkorb handelt oder um einen kurzen, gedrungenen mit hochstehendem Zwerchfell. In dem ersteren Falle ist das Herz median gestellt, ebenfalls ursprünglich schmal. Vergrößert es sich unter dem Einfluß der Anstrengung, so wird aus ihm ein großes Kugelherz, dem man gewissermaßen noch seine frühere Formansieht. Die quergestellten Herzen in breitem Brustkorb dagegen vergrößern sichtbar ihren linken und rechten Medianabstand; sie laden unter Umständen, besonders im Zustand überwiegender Exspiration, weit nach beiden Seiten aus, so einen stark vergrößerten Eindruck hervorrufend, der nur zum Teil durch den Hochstand des Zwerchfells bedingt ist. Die Herzen, die in der Mitte zwischen diesen beiden Extremen stehen, zeigen verschiedene Formen. Sie können Aortenform aufweisen — entenschnabelartig nach links ausladen — oder auch mitral konfiguriert sein.

Viele dieser Herzen haben eine Eigenschaft gemeinsam: es sind auffallend schlaffe Herzen, die teigartig dem Zwerchfell aufliegen und bei seinem Höhertreten gewissermaßen auseinanderquellen. Ihre Spitze lädt dann stark nach links aus, weshalb Munk ihnen die Bezeichnung „schlaffes Spitzherz" gegeben hat. Läßt man die Träger solcher Herzen den Valsalvaschen Versuch anstellen, so beobachtet man eine außerordentlich schnelle und starke Reaktion. Es ist mehrfach der Versuch gemacht worden, diesen stark positiven Ausfall des Valsalva zum Beweise einer Schwachwandigkeit, also Dilatation des Herzens zu verwenden (Mosler[3], Ewig). Dies scheitert aber meines Erachtens daran, daß einerseits die verschiedenen Vp. sehr verschieden stark pressen, und daß andererseits selbst dann, wenn man durch methodische Vorrichtungen einen gleichmäßigen Preßdruck erreicht hat, die Ansprechbarkeit des Herznervenapparates eine individuell so verschiedene ist, daß bei gleichem Druck die verschiedensten Effekte entstehen. Dies sieht man am besten bei den Kollaps-

[1] Jundell: Zitiert auf S. 711.
[2] Hahn, Herxheimer u. Brose: Dtsch. med. Wschr. **1925**.
[3] Mosler u. Balsamoff, Mosler u. Burg: Klin. Wschr. **1924**, **1925**.

zuständen infolge starken Pressens, die BÜRGER und PETERSEN[1] eingehend studiert haben.

Diese Eigentümlichkeit der schlaffen Haltung des Herzens bei trainierten Sportsleuten ist von mir und von SCHENK als zentral bedingt und von einer Umstellung im vegetativen System hervorgerufen bezeichnet worden, auf die später noch einzugehen sein wird. Sie steht in auffallender Parallele zu dem Verhalten des Skelettmuskels, der bei Trainierten im Ruhezustand ebenfalls einen schlaffen, besonders weit entspannten Eindruck macht.

Diese Änderung der Herzform, die vorläufig nicht exakt zahlenmäßig ausgedrückt werden kann, steht offenbar in engem Zusammenhange mit dem, was wir Herztonus nennen. Da auch hierüber noch wenig Sicheres bekannt ist, sollten die einschlägigen Beobachtungen hier lediglich registriert werden. Ihre endgültige Deutung wird erst dann möglich werden, wenn das Gesamtproblem des Herztonus weiter geklärt sein wird.

II. Pulsfrequenz.

1. Verhalten der Pulsfrequenz in der Ruhe.

Harte körperliche Arbeit hat ohne Zweifel einen Einfluß auf die Pulszahl. G. KOLB[2] hat schon am Ende des vergangenen Jahrhunderts bei Rennruderern, die 20—25 Jahre alt waren, eine durchschnittliche Ruhepulszahl von 63 in der Minute gefunden. Ausnahmsweise hat er auch 42 Schläge in der Minute beobachtet. KÜLBS und BRUSTMANN[3] beobachteten meist Zahlen von 54—72, aber auch niedrigere Werte. HENSCHEN[4] beschreibt bei seinen Skiläufern Pulsfrequenzen bis herunter zu 52. MICHELL[5] fand bei Athleten im ersten Trainingsjahr im Durchschnitt 69, im zweiten Jahr 64,5, im dritten 56,8 Schläge. Auch LINDHARD[6] beschreibt als Wirkung des Trainings ein Sinken der Pulsfrequenz bei einem Radrennfahrer, den er längere Zeit beobachtete. Ich selbst habe[7] bei 35 hervorragend trainierten Sportsleuten, großenteils Inhabern von Rekordleistungen, eine durchschnittliche Pulsfrequenz von 60 (maximal 79, minimal 44) gefunden. Bei 11 untrainierten Polizeibeamten habe ich im Laufe eines achtwöchigen Trainings einen Abfall der Frequenz von 80 auf 71 Schläge festgestellt. Bei jugendlichen Sportsleuten habe ich eine Bradykardie dagegen in der Regel nicht beobachten können; 65 jugendliche Rennruderer wiesen eine durchschnittliche Pulszahl von 84 auf.

Aus der neuesten Zeit kann ich aus eigener Beobachtung mitteilen, daß ich bei einem hochtrainierten und sehr leistungsfähigen Rennruderer an einem Trainingstage eine Frequenz von 36 (im Sitzen) fand. Das Elektrokardiogramm zeigte keine Besonderheiten. Der gleiche Ruderer hatte sonst eine Frequenz von 44 bis 48. In der gleichen Periode des Trainings hatten 3 Mann aus einem Rennvierer *dauernd* Pulszahlen unter 50, ohne daß eine Verminderung ihrer Leistungsfähigkeit oder subjektive Beschwerden vorhanden waren. Es ist selbstverständlich, daß die Bradykardie in ihrer Stärke bei den verschiedenen Sportarten verschieden auftritt. Am meisten ausgeprägt ist sie bei den Dauerleistungen, sei es beim Laufen, Radfahren, Rudern oder beim Skilaufen. SCHENK[8] hat z. B. bei Leichtathleten deutliche Unterschiede gefunden, die sich nach der Länge der trainierten Laufstrecke richteten.

---

[1] PETERSEN: Z. exper. Med. **61** (1928).
[2] KOLB: Beiträge zur Physiologie maximaler Muskelarbeit. Berlin: Braun & Co. o. J.
[3] KÜLBS u. BRUSTMANN: Z. klin. Med. **77**.
[4] HENSCHEN: Zitiert auf S. 707.
[5] MICHELL: Text Book of Physiol. New York 1919.
[6] LINDHARD: Pflügers Arch. **161** (1915).
[7] HERXHEIMER: Z. klin. Med. **98** (1924).
[8] SCHENK: Zitiert auf S. 710.

Die Genese dieser Bradykardie ist nicht völlig geklärt. So viel ist sicher, daß der Körper, der früher mit einer höheren Pulsfrequenz im Gleichgewicht war, ihre Senkung nur ertragen kann, wenn entweder das Schlagvolumen steigt oder der Sauerstoff des arteriellen Blutes besser ausgenutzt wird. Über beides fehlen bisher bei Trainierten genügend exakte Untersuchungen. Auf die letztere Möglichkeit weisen die Feststellungen über den erhöhten Hämoglobingehalt des Blutes bei Trainierten hin, auf die an anderer Stelle noch einzugehen sein wird.

Im Zusammenhang mit anderen Veränderungen (z. B. des Blutdrucks) liegt es nahe, an Regulationsverschiebungen im vegetativen Nervensystem zu denken, worauf ich wohl als erster aufmerksam gemacht habe. Diese Zusammenhänge sollen gesondert behandelt werden. Versuche, die Bradykardie durch Gaben von Atropin aufzuheben, blieben in vielen Fällen erfolglos[1]. Hieraus kann ein bindender Schluß auf den Einfluß des Vagustonus aber kaum gezogen werden, weil der mangelhafte Effekt sowohl auf einen fehlenden Einfluß des Vagus wie aber auch auf dessen besondere Stärke zurückgeführt werden kann.

Die praktische Bedeutung der Bradykardie liegt darin, daß aus ihr auf einen gewissen Trainingszustand des Körpers geschlossen werden kann. Dieser Schluß gilt nicht für alle Fälle, weil eine Bradykardie von unter 60 auch habituell ohne jedes vorhergegangene Training beobachtet werden kann. Immerhin ist sie aber in den meisten Fällen Trainingsfolge, und als solche unter Heranziehung der Anamnese ohne weiteres zu diagnostizieren. Schädliche Folgen der Bradykardie für den Kreislaufapparat im besonderen und den Organismus in seiner Gesamtheit sind nicht bekannt. Sie muß im allgemeinen als gutes Zeichen gelten. So hat z. B. Campbell[2] auf Grund der Erfahrung, daß die körperlich Leistungsfähigsten unter seinen Vp. die niedrigste Pulszahl hatten, vorgeschlagen, die Pulszahl zusammen mit Körpergewicht und vitaler Kapazität zu einem Test der körperlichen Leistungsfähigkeit zu verwenden.

Meldolesi und Milani[3] haben zum Ausdruck gebracht, daß Bradykardie höherer Grade, zwischen 45 und 55 Schlägen, bereits ein Zeichen von Übertraining sei. Dem kann ich nach meinen Beobachtungen nicht beipflichten. Wir sehen so außerordentlich oft so niedrige Pulszahlen, ohne daß eine Minderung der Leistung oder andere Zeichen von Übertraining festzustellen sind, daß es uns nicht möglich erscheint, hier von Übertraining zu reden. Es muß allerdings zugegeben werden, daß in einer geringen Reihe von solchen Fällen Zeichen von Erschöpfung von seiten irgendeines Organs vorkommen. Hier hat aber die Bradykardie gar nichts mit diesem Ereignis zu tun. Sie zeigt lediglich an, daß eine starke Beanspruchung des Körpers stattgefunden hat. Im übrigen werden solche Fälle auch bei Pulszahlen oberhalb von 55 beobachtet.

Die Bradykardie ist keine bleibende Erscheinung. Mit dem Aussetzen des Trainings geht sie wieder zurück, insbesondere in ihren höheren Graden. Ein geringer Rest läßt sich oft noch nach längeren Zeiträumen finden.

2. Verhalten der Pulsfrequenz nach Arbeit.

Die nach jeder erheblichen körperlichen Arbeit auftretende Frequenzsteigerung verläuft bei Trainierten und Untrainierten verschieden. Von einer ganzen Reihe von Autoren ist darauf hingewiesen worden, daß für die Beurteilung der Leistung des Herzens es weniger auf die absolute Steigerung der Frequenz nach der Anstrengung ankomme, als auf die Zeit ihrer Rückkehr zum Ausgangspunkt. Diese Beobachtung ist ganz sicher richtig. Zwar wird auch die Steigerung der Frequenz vom Trainingszustand beeinflußt. Der Untrainierte reagiert

[1] Herxheimer: Münch. med. Wschr. **1921**.
[2] Campbell: Guy's Hosp. Rep. **75** (1925). [3] Meldolesi u. Milani: Cuore **1924**.

auf die gleiche Arbeit meist mit höherer Frequenz als der Trainierte. Aber man beobachtet auch zuweilen bei sehr gut trainierten Menschen starke Beschleunigungen, die dann allerdings außerordentlich rasch zurückgehen, was bei Untrainierten nicht der Fall ist. Am deutlichsten treten diese Unterschiede in Erscheinung, wenn man Rekonvaleszenten zum Vergleich mit Gesunden heranzieht, wie dies STAEHELIN[1] getan hat. Bei ihnen bleibt die Pulszahl ungewöhnlich lange auf einem höheren Niveau.

Auch während einer Trainingsperiode läßt sich beobachten, wie sich die Pulsfrequenz nach der gleichen Arbeit verschiedenartig verhält. GILLESPIE, GIBSON und MURRAY[2] sahen bei dosierter Ergometerarbeit, daß die Pulszahl im Laufe des Trainings weniger hoch anstieg. ACKERMANN[3] beobachtete nach 20 Kniebeugen ein rascheres Abfallen zur Norm bei Ruderern, HARTWELL und TWEEDY[4] das gleiche nach einem 45 Sekunden dauernden Lauf bei jungen Mädchen; SCOTT[5] sah, daß im Laufe eines viermonatigen täglichen Trainings im Ballspiel der Unterschied zwischen der Pulszahl im Liegen und im Stehen kleiner wurde, was im gleichen Sinne zu verwerten ist.

Dieser Einfluß des Trainings ist offenbar ein zweckmäßiger, da das raschere Sinken der Pulszahl darauf hinweist, daß der Kreislaufapparat mit der von ihm geleisteten Mehrarbeit rascher fertig geworden ist. Trotzdem ist ihre Genese ebensowenig geklärt wie die der Trainingsbradykardie, ja noch weniger, weil bei der Arbeit noch eine ganze Reihe anderer Faktoren in Betracht zu ziehen sind, deren Funktion in der Ruhe wahrscheinlich eine konstante ist. Hierzu gehört z. B. die strömende Blutmenge und die Blutgeschwindigkeit. Der raschere Abfall der Pulszahl könnte z. B. schon allein dadurch seine Erklärung finden, daß durch Vermehrung der strömenden Blutmenge und stärkere Öffnung bisher geschlossener Capillaren die Sauerstoffversorgung der arbeitenden Bezirke verbessert würde. Hierüber fehlen jedoch noch Untersuchungen.

III. Elektrokardiogramm (Ekg).

Das Ruhe-Ekg trainierter Menschen unterscheidet sich nicht wesentlich von dem Ekg. untrainierter Gesunder. Immerhin ist es schon KRAUS und NICOLAI[6] aufgefallen, daß bei ausgesucht kräftigen Leuten — Gardefüsilieren — besonders oft eine ungewöhnlich hohe Nachschwankung (F) vorkam. Bei den von mir untersuchten Rekordleuten war sie in mehr als der Hälfte der Fälle (19 von 35) deutlich erhöht. Diese Beobachtung ist in jüngster Zeit von MESSERLE[7] bestätigt worden.

Die Dauer der einzelnen Ekg-Abschnitte weicht bei den Trainierten offenbar, wie die gleichen Untersuchungen an Rekordleuten ergeben haben, nicht erheblich von den als Norm bekannten Werten ab. Insbesondere schwankt die Systolendauer, die ja weitgehend von der Dauer der Pulsperiode abhängig ist, in der gleichen Weise wie bei untrainierten Gesunden, etwa nach der Formel $s = 8{,}22 \cdot \sqrt[3]{p}$ von FRIDERICIA[8], für die ich eine andere Konstante, nämlich 7,57 errechnet habe. p bedeutet in ihr die Dauer der Pulsperiode in hundertstel Sekunden.

---

[1] STAEHELIN: Dtsch. Arch. klin. Med. **67** (1900).
[2] GILLESPIE, GIBSON u. MURRAY: Heart **12** (1925).
[3] ACKERMANN: Zitiert auf S. 711.
[4] HARTWELL u. TWEEDY: J. of Physiol. **46** (1913).
[5] SCOTT: Mil. Surgeon **55** (1924).
[6] KRAUS u. NICOLAI: Das Elektrokardiogramm des gesunden und des kranken Menschen.
[7] MESSERLE: Z. exper. Med. **60** (1928).
[8] FRIDERICIA: Acta med. scand. (Stockh.) **53/54** (1920).

Das Ekg nach Muskelarbeit zeigt bestimmte Veränderungen, die jedoch grundsätzlich für Trainierte und Untrainierte die gleichen zu sein scheinen, mit der Einschränkung natürlich, daß die Intensität der Anstrengung beim Trainierten erheblich größer sein muß, wenn die gleichen Veränderungen im Ekg resultieren sollen wie bei einer kleinen Anstrengung des Untrainierten.

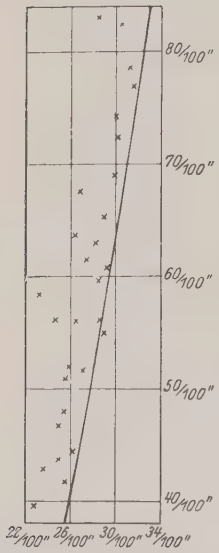


Abb. 261. Verkürzung der Systolendauer nach Muskelarbeit bei Untrainierten. Die Kurve gibt die Verkürzung durch Frequenzerhöhung ohne Muskelarbeit wieder.

Die Systolendauer scheint eine Ausnahme von dieser Regel zu machen. Ihre Verkürzung infolge der Frequenzerhöhung bei Arbeit ist bei Untrainierten in der Regel stärker, als sie der Formel von Fridericia entspricht, während bei Trainierten die Verkürzung nach dieser Regel erfolgt. Die beigegebenen Abb. 261 und 262 erläutern diesen Unterschied gut. Die Gründe, die zu einer geringeren Verkürzung der *s* bei Trainierten führen, sind unklar.

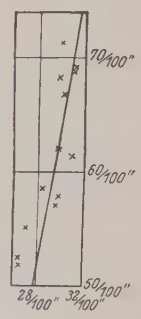


Abb. 262. Verkürzung der Systolendauer nach Muskelarbeit bei Rekordleuten. Kurve wie bei Abb. 261.

IV. Blutdruck.

1. Das Verhalten des Blutdrucks in der Ruhe.

Über das Verhalten des Blutdrucks vor und nach sportlichen Anstrengungen existieren eine ganze Reihe von Feststellungen, die nicht alle übereinstimmen. Dies hat wohl zum größeren Teil seinen Grund in der Methodik, die trotz ihrer Einfachheit recht verschieden gehandhabt werden kann. Voraussetzung für eine einwandfreie Blutdruckmessung ist neben anderem, daß die Vp. weder unter dem Einfluß einer nicht allzu lange vorhergegangenen körperlichen Leistung noch unter dem einer psychischen Erregung steht. Gerade gegen den letzteren Punkt ist viel gesündigt worden. Mancher Fall von angeblicher Blutdrucksteigerung erklärt sich daraus, daß die Vp. kurz vor Beginn eines Wettkampfes untersucht wurde und hier natürlich unter dem Einfluß des sogenannten Startfiebers stand, einer stark psychischen Spannung, die erfahrungsgemäß bei dazu disponierten Menschen zu ganz erheblichen Drucksteigerungen führt. Auch die allererste Blutdruckmessung bei einem bisher noch nicht untersuchten Menschen darf nicht als einwandfrei gelten, weil die ungewohnte Umgebung und die Erwartung irgendeiner bisher unbekannten besonderen Empfindung ebenfalls zu einer psychischen Anspannung führen. Auch das unwillkürliche Anhalten des Atems führt hier indirekt zu Fehlern, da es einen Valsalva-Effekt hervorruft. Die zweite Messung ergibt nach meiner Erfahrung sehr oft einen niedrigeren Wert, der bis zu 20 mm niedriger liegen kann. Dies sollte man bei der Untersuchung von Sportsleuten nicht außer acht lassen.

Untersucht man unter solchen Umständen besonders gut trainierte Sportsleute, die sich zur Zeit der Untersuchung nicht in einem besonders harten und anstrengenden Training befinden, so findet man den systolischen Blutdruck auffallend niedrig. Ich selbst habe bei den von mir untersuchten 35 Rekordleuten ein Mittel von 100,2 mm Hg gefunden[1], während man nach den sonst

[1] Herxheimer: Zitiert auf S. 713.

bei Gesunden gewonnenen Erfahrungen Werte zwischen 125 und 105 mm erwarten durfte, also in der Umgebung von 115 mm. Aus dem gewonnenen Mittelwert ergibt sich ohne weiteres, daß die niedrigsten Werte weit unter dem liegen, was wir bei gesunden Untrainierten zu sehen gewohnt sind. Tatsächlich waren Werte unterhalb von 80 mm Hg nicht gerade selten. Vergegenwärtigt man sich hierbei, daß es sich um Menschen handelt, die sich auf der Höhe ihrer körperlichen Leistungsfähigkeit befinden, bei denen also von einem Daniederliegen des Kreislaufes nicht gesprochen werden kann, so erkennt man, daß hier die Kreislaufdynamik gegenüber dem Untrainierten eine modifizierte sein muß. Ich habe schon früher ausführlich darauf hingewiesen, daß diese Verhältnisse kaum einwandfrei geklärt werden können, solange wir nicht eine einwandfreie Methode zur Messung der Arterienwandspannung besitzen. Solange unsere Blutdruckmessung nicht diesen Faktor auszuschalten vermag, hat es wenig Zweck, sich über die Veränderungen der Kreislaufdynamik beim Trainierten Vorstellungen zu machen, die mehr oder weniger theoretischer Natur bleiben müssen. Hasebroek[1] hat sich entschieden für die ursächliche Bedeutung peripherer Faktoren eingesetzt. Diese Möglichkeit soll nicht bestritten werden. Ein exakter Beweis für die Art und den Grad der Mitwirkung der Peripherie ist aber noch zu erbringen.

Während der Ruheblutdruck bei Trainierten, die sich nicht in hartem und anstrengendem Training befinden, als ausgesprochen niedrig zu bezeichnen ist, liegen die Verhältnisse wesentlich komplizierter, wenn der Trainingszustand kein gleichmäßig hoher, sondern ein wechselnder ist. Dies trifft zum Beispiel zu, wenn eine Rudermannschaft sich ins harte Renntraining begibt. Sie wird nun täglich einer sehr anstrengenden körperlichen Leistung ausgesetzt, und meist hat sie nicht ausreichend Zeit, sich an diese Steigerung ihrer Leistung anzupassen, sondern schon vorher kommt es zu einer neuen Steigerung. Da eine ausreichende Möglichkeit der Erholung nicht besteht, machen sich die Folgen der täglichen Anstrengung alsbald bemerkbar. Es kommt zunächst nicht zu dem Absinken des Blutdrucks, den wir bei Hochtrainierten als Endeffekt sehen, sondern der Druck bleibt auf einer Höhe, die wir für den Untrainierten als durchaus normal bezeichnen können. Denn er liegt in der Nähe des Mittels von 115 mm. Er bleibt auf dieser Höhe eine ganze Zeit lang, ebenso lange, als die geschilderten Bedingungen zutreffen. Wenn die Anforderungen, die der Trainer stellt, noch täglich wachsen, wenn die Mannschaft also täglich vor höhere Leistungen gestellt wird, kann es nicht zu einem völligen Ausgeruhtsein kommen, und der Druck bleibt auf seinem alten Niveau. Ist aber einmal der gewünschte Trainingszustand erreicht und beschränkt sich der Trainer darauf, ihn durch leichtes Training, das größere Ruhepausen aufweist, zu erhalten, so ändert sich das Bild sofort. Es kommt jetzt zu einem deutlichen Absinken, das sehr viel stärker wird, wenn das eigentliche Renntraining aufhört. Dies Verhalten wird sehr gut durch eine Kurve illustriert (Abb. 263), die eigene Beobachtungen an den Trainingsleuten eines großen Berliner Rudervereins wiedergibt, die während einer Trainingsperiode gewonnen sind[2].

Seither sind diese Beobachtungen mehrfach bestätigt worden, so u. a. von Ewig[3], Ackermann[4], Filip[5], die das niedrige Niveau des Ruheblutdrucks bei gut Trainierten ebenfalls feststellen konnten. Walthard[6] sah bei Ruderern ebenso wie ich ein Absinken des Druckes in einer Trainingsperiode.

---

[1] Hasebroek: Z. physik. Ther. **28** (1924) — Klin. Wschr. **4** (1925).
[2] Z. klin. Med. **103** (1926).
[3] Ewig: Zitiert auf S. 710.
[4] Ackermann: Zitiert auf S. 711.
[5] Filip: Zitiert auf S. 706.
[6] Walthard: Z. physik. Ther. **32** (1927).

Von Interesse ist es, das Verhalten des Blutdrucks bei Jugendlichen zu verfolgen. Hier ergibt sich nämlich eine ähnliche Feststellung wie bei der Pulsfrequenz: Der Blutdruck ist hier wesentlich höher als bei den trainierten Erwachsenen. Der Durchschnitt des maximalen Druckes war bei 65 von mir beobachteten Vp. 120,2 mm Hg, wobei Grenzwerte nach oben von 140—155 mm vorkamen. Diese Beobachtung ist inzwischen auch von Filip beschrieben. Praktisch wichtig ist es zu wissen, daß eine solche relative Höhe des Blutdruckes *niemals* vergesellschaftet ist mit einer Bradykardie, wie sie im Training beobachtet wird. Ist Bradykardie vorhanden, so ist auch der Blutdruck in den allermeisten Fällen besonders niedrig, zum mindesten aber nicht höher als beim Untrainierten. Findet man Bradykardie mit erhöhtem Blutdruck vereint, so muß man an Block oder Überleitungsstörung denken. Ich habe einen Fall beobachten können, in dem ein Blutdruck von 140 mm in Verbindung mit einer Pulszahl von 52 diesen Verdacht wachrief — es handelte sich um einen 17jährigen Jugendruderer — und in dem das Elektrokardiogramm später einen totalen Block ergab. Diese Schädigung war, wie sich herausstellte, in der frühesten Kindheit mit einem Scharlach akquiriert worden.

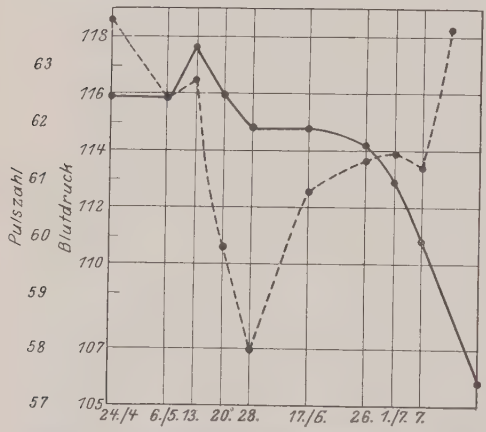


Abb. 263. Entwicklung von Pulsfrequenz (- - - - -) und Blutdruck (———) während einer Trainingsperiode bei Rennruderern. (Aus Z. klin. Med. 103, 1928).

Trainingsveränderungen zeigt auch die *Blutdruckamplitude*. Während sie normalerweise 20 bzw. 27—30 mm (Gibson, Strasburger) beträgt, habe ich bei den schon öfter zitierten Rekordleuten Werte von 39,3 mm im Mittel gefunden. Diese Vergrößerung spricht ebenso wie der niedrige maximale Druck für bedeutende Änderungen in der Kreislaufdynamik, ohne daß diese näher umschrieben werden könnten. In erster Linie muß man wohl an die Vergrößerung des Schlagvolumens denken, wenn man nach cardialen Ursachen sucht und die Peripherie außer Betracht läßt. Die Vergrößerung des Schlagvolumens könnte dadurch die Amplitude vergrößern, daß die durch das Röhrensystem fließende größere Flüssigkeitswelle dem Druckabfall mehr Spielraum ließe. Die Verhältnisse werden aber durch das Hinzutreten peripherer Faktoren sicherlich kompliziert.

2. Das Verhalten des Blutdrucks nach Muskelarbeit.

Hierüber ist experimentell wenig bekannt, soweit der Einfluß des Trainings in Betracht kommt. Die meisten Untersuchungen beziehen sich auf das Verhalten des Blutdrucks nach Arbeit ohne Rücksicht auf den Einfluß des Trainingszustandes (s. Beitrag Hansen, ds. Handb. Bd. 15 II).

Nach den Erfahrungen über das Verhalten der Pulsfrequenz nach Arbeit unter der Wirkung fortschreitender Übung dürfen wir wohl annehmen, daß auch der Blutdruck ähnlichen Veränderungen ausgesetzt ist. Dies bedeutet, daß die Arbeitsschwankungen des Blutdrucks mit fortschreitender Übung an Intensität abnehmen. Wissen wir doch aus den schon weiter zurückliegenden Untersuchungen von Masing[1] u. a., daß der Blutdruck bei einer Arbeit, die mit großer

[1] Masing: Dtsch. Arch. klin. Med. 74 (1902).

Willensanstrengung ausgeführt wird, initial höher ansteigt als ohne diese. Andererseits ist es eine Erfahrungstatsache, daß zu einer Leistung eine um so größere Willensanspannung gehört, je ungewohnter sie ist, d. h. je geringer der Übungszustand in bezug auf sie ist. Wir dürfen also wohl erwarten, daß die initiale Blutdrucksteigerung im Beginn einer Anstrengung um so geringer sein wird, je ausgeprägter der Trainingszustand ist. Ist aber diese Steigerung nicht so groß, so wird sich auch der Abfall zum Ruhewert entsprechend rascher vollziehen.

V. Blut.

1. Morphologische Bestandteile.

Nach MICHELL[1] ist beim Trainierten die Zahl der *roten Blutkörperchen* vermehrt. Diese Angabe ist in der jüngeren Literatur mehrfach bestätigt worden. So fanden SCHNEIDER und HAVENS[2], daß nach einer längeren Trainingsperiode sowohl Hämoglobin wie Erythrocyten vermehrt waren. Langdauernde schwere Arbeit führt ihrer Meinung nach nicht zu einer Zerstörung von roten Zellen. Dies steht in einem gewissen Gegensatz zu den Ergebnissen von BROUN[3], der bei Hunden nach langdauernder schwerer Arbeit zwar eine Vermehrung des Plasmavolumens, aber ein Absinken des Zellvolumens fand, das er wohl mit Recht auf Zerstörung von roten Zellen zurückführt.

Auch EGOROFF, TSCHIRKIN und KAUFMANN[4] schließen aus ihren Beobachtungen — Trainingsversuchen am Menschen am Velotrab —, daß die Muskelarbeit die Erythropoese fördere. Aus den Zahlen von ACKERMANN und LEBRECHT[5], die sie bei hochtrainierten Ruderern feststellten (vielfach 6 Millionen rote und mehr), ist das gleiche zu schließen. Auch wir verfügen über ähnliche, nicht veröffentlichte Beobachtungen. So konnten wir bei einem 44jährigen Radrennfahrer, der früher zu den besten seiner Klasse gehört hatte und noch jetzt als sehr leistungsfähig galt, 7120000 Erythrocyten zählen.

Demgegenüber besitzen die tierexperimentellen Ergebnisse von BROUN keine allzu große Beweiskraft. Daß eine gewisse erhöhte Anzahl von roten Zellen bei schwerer Arbeit zugrunde geht, scheint zwar erwiesen und wird auch durch die Befunde von LIEBERMANN und ACEL[6] gestützt, die eine Resistenzverminderung der Erythrocyten nach Arbeit fanden. Es tritt aber offenbar nach längerer Dauer der Arbeit eine gewisse Anpassung ein. Auch aus den Versuchen von BROUN ergibt sich, daß im Beginn des Trainings eine stärkere Zerstörung von roten Zellen stattfand als später, und daß nach 14 Tagen ein Wiederansteigen der Werte folgte, so daß nach etwa drei Wochen der Ausgangswert wieder erreicht war. Dies läßt die Möglichkeit offen, daß nach noch längerer Zeit die Ausgangswerte sogar überschriten werden; dann würde ein Widerspruch zwischen den tierexperimentellen Resultaten und den Ergebnissen am Menschen nicht mehr bestehen. Die in jüngster Zeit von THÖRNER[7] veröffentlichten negativen Ergebnisse von Untersuchungen an Olympiakämpfern sind möglicherweise ähnlich zu deuten.

Als Endeffekt längeren harten Trainings dürfen wir in jedem Fall schon jetzt eine Vermehrung des Hämoglobins und der roten Zellen ansehen. Die

---

[1] MICHELL, zitiert nach BAINBRIDGE: Zitiert auf S. 713.
[2] SCHNEIDER u. HAVENS: Amer. J. Physiol. **36** (1914/15).
[3] BROUN: J. of exper. Med. **36**, **37** (1922, 1923).
[4] EGOROFF, TSCHIRKIN u. KAUFMANN: Z. klin. Med. **106** (1927).
[5] ACKERMANN u. LEBRECHT: Z. klin. Med. **107** (1928).
[6] v. LIEBERMANN u. ACEL: Z. Hyg. **99**, 1923).
[7] THÖRNER: Arb.physiol. **2** (1929).

Genese dieser Erscheinung ist vorläufig ganz unklar. Sie hat eine gewisse Parallele in der Polyglobulie im Hochgebirge. Es hat den Anschein, als ob in beiden Fällen der Sauerstoffmangel bzw. der erhöhte Sauerstoffbedarf ursächlich beteiligt seien. Während im Hochgebirge der verminderte Sauerstoffgehalt der Luft das Wesentliche ist, ist es bei der schweren körperlichen Arbeit die erhöhte Sauerstoffzehrung der Gewebe, die es beide wünschenswert erscheinen lassen, mehr Sauerstofftransportmöglichkeiten im Blut, d. h. mehr rote Zellen zur Verfügung zu haben.

Andererseits sind die roten Blutzellen auch Träger der Puffersubstanzen, so daß ihre Vermehrung auch der Alkalireserve zugute kommen würde. Tatsächlich ist nach langem und intensivem Training auch diese vermehrt, wie Untersuchungen von verschiedener Seite, auf die noch weiter unten einzugehen sein wird, ergeben haben.

Anhangsweise sei noch vermerkt, daß nach Untersuchungen von Burge[1] der Gehalt des Blutes an *Katalase* während einer Trainingsperiode anstieg.

Auch das *weiße Blutbild* erfährt im Trainingszustand gewisse Veränderungen. Über Änderungen der Gesamtzahl der weißen fehlen bisher zwar sichere Erfahrungen. Dagegen sind über die Verschiebungen im Differentialbild einheitliche Ergebnisse erhalten worden. Herxheimer[2] hat als erster eine Vermehrung der Lymphocyten bei Hochtrainierten beschrieben. Er fand im Mittel 37%, und konnte auch während einer Trainingsperiode untrainierter Polizeibeamter unmittelbar ihre Zunahme beobachten. Ernst und Herxheimer[3] haben bei Reichswehrsoldaten, die gut trainiert waren, gleichartige Feststellungen gemacht. Schenk[4], der die Anzahl der Lymphocyten bei Sportsleuten mit 35—40% angibt, und Ackermann und Lebrecht sowie Schulz[5] haben dies bestätigt. Schulz hat ferner bei 93 Reichswehrsoldaten ein Absinken der Monocyten von 6,6% auf 2% beobachtet. Er betrachtet dies als Zeichen der Anpassung an das Training.

Die bekannten Änderungen im weißen Blutbild nach harter Arbeit (Grawitz, Herxheimer, Egoroff u. a.) erfahren im Trainingszustand eine gewisse Einschränkung (Egoroff[6]), die wohl ebenso wie die Einwirkung des Trainingszustandes auf den Verlauf der Pulszahlkurve und des Blutdruckes auf den geringeren Einfluß der geleisteten Arbeit auf die verschiedenen Funktionen zu erklären ist.

Die Entstehung der bleibenden Lymphocytose ist bisher nicht geklärt. Es liegt aber natürlich sehr nahe, sie in direkte oder indirekte Beziehung zu den anderen Veränderungen zu setzen, die das Blut im Trainingszustand erleidet, und auf die im nächsten Abschnitt noch einzugehen sein wird.

2. Chemische Bestandteile.

Während die Änderungen der einzelnen chemischen Blutbestandteile nach Arbeit oft und eingehend untersucht sind, wissen wir über die Dauerveränderungen als Folge harter Arbeit viel weniger.

Der *Rest-N* soll in der Folge von schwerer Arbeit etwas erhöht sein. Aiello[7] fand bei 10 Metallarbeitern am Ende einer Arbeitswoche eine Steigerung von 30 auf 35 mg%.

Schenk fand die *freie organische Phosphorsäure* im Blut von Sportsleuten etwas erhöht, daneben auch eine Steigerung des *Kaliumgehaltes*. Die Anzahl seiner Vp. ist allerdings nicht bekannt.

[1] Burge: Amer. J. Physiol. **63** (1923).
[2] Herxheimer: Zitiert auf S. 713.
[3] Ernst u. Herxheimer: Z. exper. Med. **52** (1924).
[4] Schenk: Zitiert auf S. 710.
[5] Schulz: Z. klin. Med. **110** (1929).
[6] Egoroff: Z. klin. Med. **100** (1924).
[7] Aiello: Riforma med. **39** (1923).

Zahlreicher sind die Untersuchungen über das Verhalten der *Alkalireserve* beim Trainierten. HERXHEIMER[1,2] hatte gefunden, daß die arterielle CO_2-Spannung bei Sportsleuten ungewöhnlich hoch liegt, eine Beobachtung, die inzwischen von EWIG[3] bestätigt worden ist. Darauf fußend hat WISSING[4] zeigen können — unabhängig hiervon und gleichzeitig übrigens auch WALINSKI[5] —, daß die Alkalireserve im Blut beim Trainierten um etwa 10—12% gegenüber der Norm erhöht ist. Diese Erhöhung scheint allerdings erst nach längerem und hartem Training einzutreten. EWIG sowie REHBERG und WISSEMANN[6] haben diese Befunde bestätigen können. Der erste hat darüber hinaus nachweisen können, daß beim Trainierten zwar die arterielle CO_2-Spannung und auch das Bindungsvermögen erhöht ist, daß sich aber infolge der nahezu gleichmäßigen Steigerung beider die p_H nicht wesentlich verändert. Möglicherweise liegt sie um ein geringes höher. Auch der Quotient K : Ca blieb unverändert. Da die Bindungskurve bei besserem Trainingszustand etwas steiler verläuft, da bei höherer CO_2-Spannung mehr CO_2 gebunden wird, so kann man mit EWIG auf etwas bessere Pufferung im Training schließen.

Ob allerdings bei dieser Veränderung im Blutchemismus die Erhöhung der Alkalireserve das Primäre ist, wie EWIG annimmt, scheint mir noch nicht erwiesen. Es gehen mit dieser Veränderung eine ganze Reihe anderer Verschiebungen Hand in Hand, so daß es sehr schwierig ist, von der einen oder der anderen zu beweisen, daß sie das Primäre sei. Auch mit der Annahme, daß es sich bei der Steigerung der Alkalireserve um eine Überkompensation handele, die auf die Senkung nach harter Arbeit folge (SCHENK), scheint mir nicht viel gewonnen. Denn der Mechanismus dieses Vorgangs wird damit nicht erklärt, und der Hinweis auf andere Überkompensationserscheinungen im biologischen Geschehen, z. B. im Ablauf der Blutzuckerkurve unter bestimmten Bedingungen, genügt hierzu nicht. Denn dort wird nach eingetretener Überkompensation das frühere Ruheniveau wieder erreicht. So bleibt dieser Ausdruck vorläufig leider nur eine Beschreibung, nicht eine Erklärung des Vorgangs.

Die Milchsäurebildung und -ausscheidung während und nach der Arbeit ist von vielen Autoren untersucht worden. Das Training scheint auf die Ausscheidung nach eigenen Untersuchungen mit WISSING[7] keinen wesentlichen Einfluß auszuüben. Dies ist nicht weiter erstaunlich, wenn man bedenkt, daß die Milchsäureausscheidung im Harn nur einen geringen Bruchteil der während harter Arbeit gebildeten Menge ausmacht, und daß ihre Ausscheidung lediglich eine Funktion der Erhöhung des Milchsäurespiegels im Blut, der Dauer seiner Erhöhung und — individuell — auch der Durchlässigkeit der Niere für Milchsäure ist. Bei der gleichen Arbeitsleistung wird die gleiche Menge Milchsäure gebildet; bei gleicher Pufferung des Muskelgewebes wird dann die gleiche Menge Milchsäure den Muskel verlassen und ins Blut übergehen und dort wiederum unter sonst gleichen Verhältnissen in derselben Zeit beseitigt werden. Eine Änderung dieser Verhältnisse ist natürlich dann denkbar, wenn das Pufferungsvermögen der Muskeln im Training verbessert oder die Sauerstoffversorgung wesentlich vergrößert wird. An diesen Faktoren wird das Training zwar vermutlich Änderungen bewirken. Sie werden aber bei harter, kurzdauernder Arbeit in bezug auf die Milchsäureausscheidung kaum zur Auswirkung kommen, da die Milchsäurebildung bei dieser Arbeitsart derart stürmisch vor sich geht,

---

[1] HERXHEIMER: Zitiert auf S. 713.
[2] HERXHEIMER: Z. klin. Med. **103** (1926).
[3] EWIG: Z. exper. Med. **61** (1928).
[4] WISSING: Z. exper. Med. **49** (1926).
[5] WALINSKI: Veröff. Heeressan.wes. **78** (1925).
[6] REHBERG u. WISSEMANN: Z. exper. Med. **55** (1927).
[7] HERXHEIMER u. WISSING: Z. exper. Med. **56** (1927).

daß eine erhebliche Steigerung ihres Spiegels im Blut in jedem Fall zu erwarten ist. Ist aber diese Steigerung erst einmal eingetreten, so dauert es schon aus physikalischen Gründen eine gewisse Zeit bis zu ihrem Verschwinden.

Eine Änderung der Milchsäureausscheidung durch Training ist also nicht zu erwarten, solange Arbeitsmenge und -intensität gleichbleiben. Dies ist natürlich nur dann der Fall, wenn bereits ein gewisser Übungszustand vorliegt und der Sauerstoffverbrauch für die Arbeit gleichbleibt. Anders werden die Verhältnisse, wenn der Trainierende die Arbeit erstmalig leistet und noch nicht an die betreffende Muskeltätigkeit gewöhnt ist. Dann verbraucht er zunächst mehr Sauerstoff als später, bis die entsprechende Schulung der Koordination und der Wegfall der sogenannten psychischen Momente eingetreten ist. Solange aber der Sauerstoffverbrauch mit fortschreitender Übung noch abfällt, so lange ist auch ein Abfall der Milchsäurebildung zu erwarten. Unter solchen Umständen kann es dann auch zu einer geringeren Milchsäureausscheidung im Harn kommen. Wir glauben, daß die in dieser Richtung liegenden Befunde von Lewis, Hewlett und Barnett[1], die von den unsrigen abweichen, vielleicht dadurch zu erklären sind, daß bei der einen Versuchsperson, die von ihnen benutzt wurde, der Sauerstoffverbrauch während der Trainingsversuche noch absank, was bei unseren Vp. nicht der Fall war.

Im übrigen dürfte ebenso wie für die Blutmilchsäure auch für die anderen Blutbestandteile, die durch Muskelarbeit Veränderungen erfahren, Ähnliches gelten wie für das Verhalten von Blutdruck und Pulsfrequenz: Solange durch das Fortschreiten des Trainingszustandes die effektive Arbeit vermindert wird, werden auch die Änderungen in der Blutzusammensetzung geringer werden. Nachgewiesen ist dies für die anorganische Phosphorsäure im Blut von Havard und Reay[2], für den Blutzucker von Hofmann[3], was auch durch die Untersuchungen von Nolte[4] in gewissem Sinne bestätigt wird.

In jüngster Zeit ist von Verdina[5] und von Huntemüller[6] über eine Abnahme der Alexine im Blut von Hochtrainierten berichtet worden. Diese Befunde erscheinen mir aber angesichts der großen Rückwirkungen, die sie auf die Beurteilung von Höchstleistungen haben müßten, noch zu wenig gesichert, um hier auf sie einzugehen.

VI. Stoffwechsel und Atmung.

1. Der Gasstoffwechsel.

Daß die Muskelarbeit den Sauerstoffverbrauch und die CO_2-Abgabe steigert, ist allbekannt. Sie hat jedoch außer dieser direkten Wirkung noch *Spätwirkungen*, die sich auf die Zeit nach der Beendigung der Arbeit erstrecken. Es ist hier nicht die Erhöhung des O_2-Bedarfs gemeint, die sich an harte Arbeit anschließt und dazu dient, die während der Arbeit entstandene Sauerstoffschuld (Debt nach Hill[7]) zu decken, sondern es handelt sich hier um eine Erhöhung des Sauerstoffverbrauches, die auch nach Abklingen des Debtverbrauches noch bestehen bleibt und über viele Stunden hin verfolgt werden kann. Sie beträgt nach Hill etwa 7% des Grundumsatzes, einahl, de Zie nach meinen Erfahrungen

[1] Lewis, Hewlett u. Barnett: Proc. Soc. exper. Biol. a. Med. **22** (1925).
[2] Havard u. Reay: J. of Physiol. **61** (1926).
[3] Hofmann: Klin. Wschr. **1928**.
[4] Nolte: Z. exper. Med. **66** (1929).
[5] Verdina: Giorn. Batter. **3** (1927).
[6] Huntemüller: Ergebnisse der sportärztlichen Untersuchung, II. Winterolympiade. Bern 1928.
[7] Hill, A. V.: Muscular Activity. Baltimore 1923.

durchaus zutrifft. HILL erklärt diese Steigerung mit den allgemeinen „disturbances", die durch sehr anstrengende körperliche Arbeit im Organismus hervorgerufen werden. Es ist nämlich zu betonen, daß die Erscheinung nur nach sehr harter und intensiver Arbeit beobachtet wird.

Ich selbst habe mit WISSING und WOLFF[1] ebenso wie ILZHÖFER[2] feststellen können, daß nicht nur nach Stunden, sondern sogar noch nach Tagen eine deutliche Erhöhung des Grundumsatzes beobachtet werden kann, die bis zu 10% beträgt und unter Umständen erst nach 48—72 Stunden verschwindet. Während es nach unseren ersten, an relativ wenigen Vp. ausgeführten Untersuchungen und nach denen von HILL so schien, als ob dies Verhalten die Regel sei, hat RADTKE[3] zeigen können, daß es auch eine Reihe Ausnahmen gibt. Von seinen 9 Vp. zeigten nur 7 eine Nachwirkung der Arbeit im Sinne einer Steigerung des Grundumsatzes. Wesentlich war, daß nur harte und erschöpfende Muskelarbeit diesen Effekt hatte. Langdauernde Arbeit allein genügt zu seiner Erzielung nicht, auch wenn sie noch so lange ausgedehnt wird, solange die Leistung in der Zeiteinheit nicht eine sehr erhebliche ist.

Diese Beobachtungen über die Spätwirkungen harter Arbeit stehen in engem Zusammenhang mit älteren Untersuchungen von BENEDICT und SMITH[4] und von LINDHARD[5], die den Grundumsatz bei im Training befindlichen Athleten erhöht fanden. Die Zahlen von BENEDICT und SMITH scheinen zwar allein nicht sehr beweisend, und bei LINDHARD handelt es sich nur um eine einzige Versuchsperson, einen gut trainierten Radrennfahrer. Sicherlich handelt es sich auch in diesen Fällen um das gleiche Phänomen einer Spätwirkung harter Arbeit.

Wenn SCHNEIDER, CLARKE und RING[6] sowie DIRKEN[7] in ihren Versuchen keine Nachwirkung sahen, so mag dies seinen Grund vielleicht in der von ihnen angewandten Arbeitsart gehabt haben. Auch STEINHAUS[8] sah eine Spätwirkung nur nach sehr anstrengender Leistung, während WISHART[9] mit einer sehr gemäßigten Arbeitsart (25000 mkg in einer Stunde) nur Steigerungen um 1—2% erzielte.

Die Ursache dieser Spätwirkung ist ungewiß. Sicher ist, daß sie nur nach intensivster Arbeit auftritt, nach einer Arbeit also, die mit einer maximalen Steigerung der Sauerstoffaufnahme bzw. der Verbrennungen verknüpft ist. Gleichzeitig führt diese Art der Arbeit zu einer zeitweiligen erhöhten Dyspnoe, die einen gewissen Sauerstoffmangel der Gewebe vermuten ließ, wenn nicht die CO_2-Ablüftung nicht ihre alleinige Ursache ist. Dieser aber geht nach den Untersuchungen von OPPENHEIM[10], ZUNTZ und SCHUMBURG[11] u. a. mit erhöhtem Eiweißzerfall einher, der seinerseits eine längerdauernde Steigerung des O_2-Verbrauchs zur Folge haben könnte.

Andererseits ist daran zu denken, daß schon die starke Steigerung der Verbrennungen bei der Arbeit eine Rückwirkung auf die innere Sekretion der Schilddrüse im Sinne einer Mehrausschüttung von Thyroxin haben könnte. Es wird aber noch eingehender experimenteller Untersuchungen bedürfen, um diese Frage zu klären.

---

1 HERXHEIMER, WISSING u. WOLFF: Z. exper. Med. **51** (1926).
2 ILZHÖFER: Arch. f. Hyg. **93** (1923).
3 RADTKE: Z. exper. Med. **55** (1927).
4 BENEDICT u. SMITH: J. of biol. Chem. **20** (1915).
5 LINDHARD: Zitiert auf S. 723.
6 SCHNEIDER, CLARKE u. RING: Amer. J. Physiol. **81** (1927).
7 DIRKEN: Arch. néerl. Physiol. **5** (1921).
8 STEINHAUS: Amer. J. Physiol. **76** (1926); **83** (1928).
9 WISHART: Quart. J. Med. **20** (1927).
10 OPPENHEIM: Pflügers Arch. **1880**.
11 ZUNTZ u. SCHUMBURG: Physiologie des Menschen. Berlin 1901.

Der Einfluß des Trainingszustandes auf den Gasstoffwechsel in *unmittelbarem Anschluß* an die Arbeit ist vielfach Gegenstand der Untersuchung gewesen. Solange überhaupt Gasstoffwechselversuche bei Arbeit gemacht werden, so lange ist es auch bekannt, daß der O_2-Verbrauch während und unmittelbar nach Arbeit im Laufe des Trainings abnimmt. Aus diesem Grunde ist es erforderlich, bei Arbeitsversuchen eine ganze Reihe von Vorversuchen anzustellen, bis der Verbrauch ein gewisses gleichbleibendes Niveau erreicht hat. Erst der Verbrauch, der dann gemessen wird, entspricht in Wirklichkeit der geleisteten Arbeit. Der im Anfang gemessene Mehrverbrauch ist auf die schlechtere Koordination bzw. auf die sogenannten psychischen Einflüsse zurückzuführen. In neuerer Zeit ist der Unterschied zwischen dem Sauerstoffverbrauch von Trainierten und Untrainierten von Loewy und Knoll[1] bei Skiläufern untersucht worden. Sie fanden bei Trainierten für die gleiche Arbeitsleistung trotz zweieinhalbfacher Geschwindigkeit nur ein Drittel des Calorienverbrauchs als beim Untrainierten. Wenn auch schon die praktische Erfahrung auf einen Unterschied schließen läßt, so ist doch seine Größe erstaunlich. Allerdings können die Zahlen der Verfasser keine absolute Gültigkeit beanspruchen, da der O_2-Verbrauch nur während der Arbeit untersucht wurde und nicht in der Nachperiode.

Für die CO_2-Ausscheidung ist das — selbstverständlich — gleichartige Verhalten von Hellsten[2] nachgewiesen worden, für das Minutenvolumen von Colett und Liljestrand[3].

Diese Beobachtungen dürfen uns nicht vergessen lassen, daß der Sauerstoffverbrauch für die gleiche Arbeit und unter den gleichen Faktoren — psychischen und Trainingsbedingungen — sowohl für den Trainierten wie für den Untrainierten völlig gleich sein kann. Dies ergibt sich sowohl z. B. aus älteren Untersuchungen von Lindhard wie auch aus eigenen Versuchen mit Kost[4] aus jüngster Zeit, die beim Treppenlaufen angestellt sind, einer Arbeitsart, die eine nur sehr geringe Schulung der Koordination erfordert und daher zu solchen Experimenten sehr geeignet ist.

Henderson, Haggard und Dolley[5] haben angegeben, daß bei Athleten der O_2-Verbrauch zwar geringer, die umlaufende Blutmenge und das Schlagvolumen aber wesentlich größer sei als bei Untrainierten. Diese Ergebnisse scheinen wenig einleuchtend, da es nicht einzusehen ist, warum bei geringerem O_2-Verbrauch Schlagvolumen und umlaufende Blutmenge ansteigen sollten. Dies würde auf ein ganz erhebliches Sinken der Ausnutzung schließen lassen, das in geringerem Maße schon bekannt, in so großem Umfang aber unwahrscheinlich ist.

Eine recht interessante Beobachtung hat Simonson[6] bei der Verfolgung der CO_2-Ausscheidung im Training gemacht. Er hat gesehen, daß bei fortschreitendem Training die abgegebene CO_2 in größerem Maße schon während der Arbeitsperiode ausgeschieden wurde, während vorher ein Teil davon in die Nachperiode fiel. Wir können dies nach unseren eigenen, bisher nicht veröffentlichten Erfahrungen durchaus bestätigen. Man kann bei gleichbleibendem Sauerstoffbedarf des öfteren beobachten, wie der Hauptteil der abgelüfteten CO_2 immer mehr an die Arbeitsperiode heran- und in sie hineinrückt. Während z. B. im Beginn des Trainings von der gesamten auf die Arbeitsleistung zu be-

[1] Loewy u. Knoll: Z. Hyg. **104** (1925).
[2] Hellsten: Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.) **19** (1907).
[3] Colett u. Liljestrand: Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.) **45** (1924).
[4] Herxheimer u. Kost: Z. klin. Med. **110** (1929).
[5] Henderson, Haggard u. Dolley: Amer. J. Physiol. **82** (1927).
[6] Simonson: Pflügers Arch. **215** (1927).

ziehenden CO_2-Abgabe nur etwa 60% in die ersten fünf Minuten fielen, waren es später 80% und mehr, ohne daß die CO_2-Ausscheidung im ganzen abnahm. Man darf vielleicht aus diesem Verhalten folgern, daß es dem Trainierten leichter wird, die Arbeits-CO_2 abzugeben. Es ist dies ohne Zweifel eine sehr zweckmäßige Relation, die den ungestörten Ablauf der Arbeit begünstigt. Eine langsame Ablüftung der CO_2 hat eine längerdauernde Verschiebung der p_H nach der sauren Seite zur Folge und bewirkt damit ein schärferes, die Arbeit hemmendes Hervortreten des toten Punktes. Diese Veränderung im Ablauf der CO_2-Ausscheidung mag zum größeren Teil damit zusammenhängen, daß beim Ungeübten an sich mehr CO_2 ausgeschieden wird, und zwar besonders viel im Beginn der Arbeit. Diese Ablüftung ist eine reflektorische und hat prophylaktischen Wert, schießt aber beim Ungeübten oft weit über das Ziel hinaus. So kommt es, daß im Lauf fortschreitender Übung die CO_2-Ausscheidung stärker abfällt als der Sauerstoffverbrauch, daß also der spezifische Arbeits-R.-Q. sinkt, eine Beobachtung, die mir auch Simonson aus eigener Erfahrung bestätigt hat. Mit dem Absinken der Gesamtmenge abgegebener CO_2 wird dann auch der prozentige Anteil der ersten Erholungsminuten an ihr größer.

Immerhin wird man mit solchen Folgerungen aus Beobachtungen über den Verlauf der Erholung sehr zurückhaltend sein müssen. Die Variabilität im Verhalten des O_2-Verbrauchs und der CO_2-Ausscheidung ist außerordentlich groß. Deshalb ist eine große Zahl von Parallelversuchen an dem gleichen Individuum und eine große Zahl von Vp. erforderlich. Folgerungen, wie sie z. B. Schmidt-Kehl[1] aus Unterschieden zieht, die er zwischen dem Verhalten der Erholung bei einem Kinde und einem Athleten gefunden hat, entbehren einer ausreichenden Grundlage.

Wesentlich umfangreicheres Material hat Herbst[2] verarbeitet. Er kommt zu der Auffassung, daß das an sich bei jedem Menschen begrenzte Sauerstoffaufnahmevermögen bei Trainierten höher sei als bei Untrainierten, und daß darin der Schlüssel zu der erhöhten Leistungsfähigkeit der ersten liege. Auch dieser Schluß erscheint anfechtbar, vor allem deshalb, weil nach den Untersuchungen des gleichen Autors die Ventilation noch weiter gesteigert werden kann, wenn auch bereits die maximale Grenze des O_2-Aufnahmevermögens erreicht ist. Dies weist schon darauf hin, daß auch die Ventilationsfähigkeit in einer direkten Beziehung zur Leistungsfähigkeit stehen muß. Andererseits wissen wir aus eigenen Untersuchungen mit Kost[3], daß die Ventilationssteigerung nach Arbeit unmittelbar von der CO_2-Ausscheideung abhängig ist. Da diese wiederum von dem Verhalten der p_H im Blut beherrscht wird, so liegt es sehr nahe, die Begrenzung der Leistungsfähigkeit in der Säuerung des Blutes zu suchen, die nur bis zu einem für den Körper eben erträglichen Grad gesteigert werden kann. Wird dieser Grad überschritten, so tritt eine derart starke Reizung des Atemzentrums ein, daß die sonstige Leistung des Organismus nicht auf der bisherigen Höhe erhalten werden kann, d. h. also die im Gange befindliche harte Muskelarbeit gestoppt werden muß. Daß bei Trainierten die Leistungsfähigkeit größer ist, erklärt sich zwanglos daraus, daß, wie ich mit Kost[4] zeigen konnte, die Empfindlichkeit des Atemzentrums bei der körperlichen Arbeit bei ihnen herabgesetzt zu sein scheint.

Trotzdem bestehen auch die Beobachtungen von Herbst zu Recht. Denn auch die Sauerstoffaufnahme ist ihrerseits zu einem gewissen Teil an die CO_2-

[1] Schmidt-Kehl: Arch. f. Hyg. **100** (1928).
[2] Herbst: Dtsch. Arch. klin. Med. **162** (1928).
[3] Herxheimer u. Kost: Z. klin. Med. **108** (1928).
[4] Herxheimer u. Kost: Z. klin. Med. **110** (1929).

Abgabe gekoppelt. Wenn also die letzte die Grenze der Leistungsfähigkeit beherrscht, so besteht auch für die erste eine bestimmte Beziehung zu ihr. Es fragt sich nur, welche von beiden Funktionen primär von der Muskelarbeit abhängt. Clark-Kennedy und Owen[1] sind der Meinung, daß beide Funktionen gleichzeitig die maximale Leistung begrenzen. Es ist diese Frage aber heute noch nicht zu entscheiden, weil beide allzu eng miteinander verbunden sind.

2. Ernährungsstoffwechsel, Wasserwechsel u. a.

Über Veränderungen des Ernährungsstoffwechsels durch Trainingseinflüsse ist an exakten Tatsachen kaum etwas bekannt. Zu erwähnen ist, daß der Trainierende rein gewohnheitsmäßig auf den reichlichen Genuß von Süßigkeiten und anderen Kohlehydraten eingestellt ist. Man kann die Beobachtung machen, daß in den Gaststätten auf großen Trainingsplätzen, wie beispielsweise im Deutschen Stadion in Berlin, dauernd große Mengen derartiger Substanzen, hauptsächlich Schokolade, Kuchen, süße Fruchtsäfte feilgehalten und verkauft werden. Demgegenüber spielen andere Nahrungsmittel eine auffallend untergeordnete Rolle. Damit steht die Beobachtung in Übereinstimmung, daß man in einer Periode scharfer körperlicher Arbeit weit größere Mengen von Süßigkeiten zu sich nehmen kann als sonst, während zu anderer Zeit ein Widerwille gegenüber so großen Quantitäten besteht. Es scheint also in einer Periode des harten Trainings ein gewisser Kohlehydrathunger zu bestehen, ohne daß seine Genese bisher experimentell erfaßt wäre.

Im Zusammenhang verdient die Tatsache Erwähnung, daß nach Embden und Habs[2] der durch elektrische Reizung trainierte Kaninchenmuskel glykogenreicher wird. Wenn man dies auf den Menschen übertragen darf — was bei der Art des Trainings nicht ganz sicher ist —, so würde dies bedeuten, daß der Muskel bei der Arbeit nicht nur vorwiegend Glykogen verbraucht, wie dies nach den neueren Ergebnissen der Muskelphysiologie anzunehmen ist, sondern auch, daß er darüber hinaus Glykogen speichert. Der gesteigerte *Kohlehydratbedarf des Trainierenden* findet auch hierdurch eine gewisse Bestätigung.

Inwiefern der *Wasserwechsel* im Körper des Trainierten Veränderungen erfährt, ist noch weniger bekannt. Wir wissen zwar aus zahlreichen Untersuchungen, daß der Körper bei schwerer Arbeit große Mengen Wasser verlieren kann. So hat Schenk[3] neuerdings bei Teilnehmern eines 15-km-Patrouillenmarsches eine mittlere Gewichtsabnahme von 2,726 kg gefunden. Dieser Gewichtsverlust geht lediglich auf Abgabe von Wasser durch Haut und Lungen zurück. Außerdem kommt es zu einer oft gesteigerten Wasserabgabe durch die Nieren, die schon Zuntz und Schumburg[4], Henschen[5], ferner Herxheimer, Kost und Wissing[6] beschrieben haben. Ob diese, im Training natürlich vielfach wiederholte starke Abgabe von Wasser zu einer dauernden Wasserverarmung des Organismus führt, ist bisher nicht geklärt. Kohlrausch[7] hat bei einem trainierenden Hunde keine Veränderung im Wassergehalt gefunden.

Das Verhalten der Anstrengungsalbuminurie (Jundell und Fries[8]) im Training ist nicht sicher bekannt. Es ist anzunehmen, daß auch sie mit fortschreitendem Training abnimmt, zumal auch dann die Verschiebungen der p_H

[1] Clark-Kennedy u. Owen: Quart. journ. med. **20** (1927).
[2] Embden u. Habs: Hoppe-Seylers Z. **171** (1927).
[3] Schenk: Veröff. Heeressan.wes. **83** (1928).
[4] Zuntz u. Schumburg: Zitiert auf S. 723.
[5] Henschen: Zitiert auf S. 703.
[6] Herxheimer, Kost u. Wissing: Z. physik. Ther. **33** (1927).
[7] Kohlrausch: Arb.physiol. **2** (1929).
[8] Jundell u. Fries: Nord. med. Ark. II. Abt. **1911**.

an Intensität abnehmen, die ursächlich für ihr Zustandekommen von Bedeutung sind.

3. Atmungsapparat.

Die Beeinflussung des Atemapparates durch die sportliche Übung ist mehrfach Gegenstand der Untersuchung gewesen. Im Vordergrund des Interesses steht natürlich hier wie beim Kreislaufapparat das Bestreben, einen Anhalt für die Beurteilung der Leistungsfähigkeit zu erhalten. Es ist aber durchaus noch nicht klar, welche der Funktionen des Atemapparates als Maß seiner Leistungsfähigkeit angesehen werden kann.

Mehrfach ist die Vitalkapazität als solches Maß in Anspruch genommen worden. Sie scheint sich am ehesten hierzu zu eignen, da ihre Zunahme die Gewähr dafür gibt, daß in der Zeiteinheit ein größeres Luftvolumen gewechselt werden kann.

Aus diesem Grunde wird die Vitalkapazität vielfach auch mit anderen Körpermaßen zur Beurteilung der gesamten Leistungsfähigkeit herangezogen, ja sogar auch, besonders in der amerikanischen Literatur, zur Aufstellung von Indices verwandt.

Durch sportliche Betätigung des Ungeübten wird die vitale Kapazität nicht unerheblich vermehrt. Diese Vermehrung, die z. B. F. A. Schmidt[1] in Turnlehrerkursen beobachten konnte — er fand im Mittel eine Zunahme von etwa 400 ccm —, geht aber wohl in erster Linie auf die zunehmende Fähigkeit der Atemmuskeln zurück, ausgiebigere Bewegungen zu machen, nicht auf eine Vergrößerung des Brustvolumens. White und Mc Guire[2] beobachteten in einem militärischen Trainingslager eine Zunahme um 5—6%. Diese Zunahme der vitalen Kapazität beim Ungeübten ist eine begrenzte. Sie kann nicht weiter gesteigert werden, wenn ein gewisses Ziel erreicht ist. So konnte F. A. Schmidt in seinen Kursen eine Zunahme nur bei denjenigen Teilnehmern beobachten, die bisher noch wenig oder gar keine Leibesübungen betrieben hatten. Auch ich habe in bisher unveröffentlichten Untersuchungen an trainierenden Rennruderern während einer ganzen Sommertrainingsperiode keine deutliche Veränderung der Vitalkapazität feststellen können. Es handelte sich hier um Ruderer, die schon seit langen Jahren trainierten und als vollkommen entwickelt gelten konnten.

Da die verschiedenen Sportarten die Atmung in ganz verschiedener Weise in Anspruch nehmen, so kann es nicht verwundern, daß auch die Vitalkapazität verschieden stark von ihnen beeinflußt wird. Worringen[3] hat hierüber systematische Untersuchungen angestellt. Er fand an je 100 Individuen von gleichem Größendurchschnitt im Mittel 3950 ccm bei Schwerathleten, 4200 und 4300 bei Fußballern und Geräteturnern, 4750 ccm bei Leichtathleten, 4800 ccm bei Boxern, 4900 ccm bei Schwimmern, 5450 ccm bei Ruderern im Gegensatz zu 3250 ccm bei nichtsporttreibenden Individuen. Dies bedeutet eine ziemlich starke Zunahme gegen den Nichttrainierten. Die Tabelle von Worringen ist nicht ganz vollständig, da sie eine Reihe typischer Sportleistungen, wie das Skilaufen, Radfahren, Langstreckenlaufen nicht enthält. Sonst würde höchstwahrscheinlich der stärkere Einfluß der sogenannten Dauerleistungen deutlicher zur Geltung kommen, der schon in der Stellung des Ruderns an der Spitze der Tabelle einen gewissen Ausdruck findet. Es kann als sicher gelten, daß diejenigen Arten der Arbeit den stärksten Einfluß auf die Atemmuskulatur und auf den ganzen Atemapparat ausüben müssen, die mit den größten Atemvolumina einhergehen. Dies sind diejenigen Leistungen, die zu dem ausge-

[1] Schmidt, F. A.: Unser Körper, 7. Aufl. Leipzig 1927.
[2] White u. McGuire: Arch. int. Med., Nov. 1927.
[3] Worringen: Z. physik. Ther. **31** (1926).

sprochensten „Toten Punkt" führen, d. h. bei denen die stärkste Anstrengungsdyspnoe auf einen sehr kurzen Zeitraum zusammengedrängt ist oder bei denen sie in großer Heftigkeit längere Zeit hindurch anhält. Es sind dies die Arbeitsarten, die eine große Arbeit in der Zeiteinheit verlangen, bei denen es also zur Bildung größerer Mengen von Milchsäure in der Zeiteinheit und zu ihrem raschen Übergang in die Blutbahn kommt. Dies führt, wie an anderer Stelle dargelegt ist, zur stürmischen Ablüftung von überschüssiger Kohlensäure unter den Erscheinungen heftiger Atemnot. Da hier Atemvolumina bis zu 100 l pro Minute beobachtet werden, die Atemfrequenz aber in der Regel nicht über 30—35 Atemzüge steigt, so ergibt sich ein Volumen von ca. 3 l für den einzelnen Atemzug, eine Leistung, die nur mit einer erheblich höheren vitalen Kapazität ausgeführt werden kann.

Wir dürfen daher erwarten, daß bei all diesen Anstrengungen, also dem Mittel- und Langstreckenlauf, dem Skilanglauf, dem Rennrudern, dem Rennradfahren eine besondere starke Beeinflussung der vitalen Kapazität stattfinden wird. Die anderen Sportarten werden auch einen gewissen Einfluß ausüben; doch wird er wesentlich geringer sein. Gewisse Arbeitsformen dagegen werden eher eine geringere vitale Kapazität zur Folge haben, so z. B. die Schwerathletik und das Ringen. Hier tritt neben dem übenden Einfluß der natürlich auch hier vorhandenen Dyspnoe ein hemmender Faktor in Erscheinung, der eine gewisse Starrheit des Brustkorbs zur Folge hat: dies ist die sogenannte Pressung, ein Vorgang, bei dem die Atmung, meist in tiefer Inspiration, angehalten wird, damit der Schultergürtel festgestellt werden kann. Diese Feststellung des Schultergürtels in Inspirationshaltung hat aber, wenn sie oft eintritt, eine Dehnung des Lungengewebes und damit ein relatives oder auch absolutes Emphysem zur Folge, wie wir es auch nicht selten in Berufen sehen, die dazu zwingen, den Atem in Inspiration übermäßig lange anzuhalten (Glasbläser, Posaunisten). Die Entwicklung des Emphysems hindert ihrerseits naturgemäß die Vergrößerung der vitalen Kapazität, so daß es wahrscheinlich hierdurch zu erklären ist, daß die Schwerathleten unter den von Worringen untersuchten Sportsleuten den geringsten Wert aufweisen.

Gelegentlich ist behauptet worden, daß auch das Übertraining die vitale Kapazität verringere. Ich habe mich hiervon nicht überzeugen können. Auch Rudermannschaften, die in ihrer Leistungsfähigkeit deutlich zurückgegangen waren, weil sie zu sehr angestrengt worden waren, wiesen die gleiche vitale Kapazität auf wie vordem. Mir scheinen deshalb die Zweifel von Schmith[1] an dem Wert der Vitalkapazität zur Erkennung des drohenden Übertrainings sehr berechtigt.

Eine Veränderung des *Atemvolumens* durch das Training ist bisher nicht beobachtet. In gewissem Maße ist eine Erhöhung des Atemvolumens dann zu erwarten, wenn durch das Training infolge der Spätwirkung erschöpfender Anstrengung eine Steigerung auch des Sauerstoffverbrauches hervorgerufen wird. Diese wird allerdings zum Teil dadurch wieder kompensiert, daß wir vielfach bei gut Trainierten eine höhere Ausnutzung des Luftsauerstoffs bei der Atmung finden, was mit der Steigerung der arteriellen CO_2-Spannung parallel geht. Auf diese Weise wird eine Steigerung des Ruhesauerstoffverbrauches ohne Steigerung des Atemvolumens möglich.

Deutliche Veränderungen dagegen scheint die Zahl und der Typ der Atemzüge zu erleiden. Knoll[2] hat beobachtet, daß im Training an die Stelle der

[1] Schmith: Münch. med. Wschr. **39** (1928).
[2] Knoll: Körpererziehung **2** (1924) — Schweiz. med. Wschr. **57** (1927).

gewöhnlichen Atemzahl von 16—20 Atemzügen eine wesentlich geringere Zahl trat, in einigen Fällen 6—7 Atemzüge in der Minute. Da das Atemvolumen nicht wesentlich verändert war, muß also der einzelne Atemzug in diesen Fällen tiefer geworden sein. Es tritt also in diesen Fällen eine Bradypnoe ein, eine bemerkenswerte Parallele zu der weiter oben beschriebenen Trainingsbradykardie. Übrigens ergibt sich auch aus Untersuchungen von GOTTSTEIN[1] an Kindern, daß im Zustand der Übung die Mehrarbeit nicht durch eine Erhöhung der Atemfrequenz, sondern durch Vertiefung des einzelnen Atemzuges erreicht wird.

Nach KNOLL soll bei Sportsleuten röntgenologisch zuweilen eine stärkere Aktion der rechten Zwerchfellspange zu beobachten sein. HOERNICKE[2] hat den Typ der Atmung beim Geübten mit Hilfe des Pneumographen untersucht. Während die Kurve der Atmung beim Ungeübten spitz und ungleichmäßig verläuft, wird die Atmung beim Geübten langsamer, tiefer und gleichmäßiger; die Kurve bekommt dadurch ein gleichmäßiges wellenförmiges Aussehen. Es scheint mir aber noch zweifelhaft, ob diese Unterschiede lediglich auf Trainingseinflüsse zurückgehen. Gerade in bezug auf den Atemtypus gibt es so außerordentlich große individuelle Schwankungen, daß nur Untersuchungen an einer großen Zahl von Versuchspersonen zu Schlüssen berechtigen.

VII. Die vegetative Umstellung.

Die Veränderungen, die das Training in den Funktionen hervorruft, sind recht vielfältig, wie sich aus den vorhergehenden Abschnitten entnehmen läßt. Trotzdem muß es auffallen, daß eine ganze Reihe von ihnen in der gleichen Richtung zu liegen scheinen. Es sind dies die Bradykardie, die Bradypnoe, die arterielle Hypotonie, ferner die Neigung zur Schlaffheit des Herzens, die Lymphocytose. Die ersten 3 Funktionsänderungen lassen sich experimentell am Tier durch Reizung des N. vagus erzielen. Sie sind also ein Zeichen für eine Regulationsänderung innerhalb des vegetativen Systems. Aber auch das schlaffe Spitzherz und die Lymphocytose liegen in dieser Richtung. Denn beides findet man bei Menschen, die sonst ein Überwiegen des Vagusanteils im vegetativen System aufweisen.

Dazu kommen eine Reihe von Nebensymptomen, die sich, wie ich zu zeigen versucht habe[3], besonders oft bei Hochtrainierten finden: leichtes Schwitzen, Neigung zu Dermographismus, Steigerung der elektrischen Erregbarkeit, positives Facialisphänomen, Neigung zu kalten Füßen und kalten Händen, alles Erscheinungen, die eine direkte Beziehung zum vegetativen Nervensystem besitzen und auf eine Funktionsänderung in ihm hinweisen.

Demgegenüber steht die Änderung im Verhalten des Blutchemismus: die deutliche Erhöhung der Alkalireserve, die aber, wie die Untersuchungen von EWIG[4] zeigen, nicht von einer Änderung in der Blut-p_H begleitet sind, sondern von einer gleichsinnigen Erhöhung in der arteriellen CO_2-Spannung im Blute.

Es ist außerordentlich schwer, all diese Veränderungen in zufriedenstellender Weise zu erklären und heute kaum schon möglich. Will man es versuchen, so muß man in erster Linie beachten, daß die Organe, die von der Muskelarbeit *primär* betroffen werden, auch die ersten Veränderungen zeigen müssen. Es sind dies die Skelettmuskulatur, das Herz und die Lungen, unter denen die erstere ohne Zweifel am unmittelbarsten betroffen wird.

---

[1] GOTTSTEIN: Mschr. Kinderheilk. **34** (1926).
[2] HOERNICKE: Münch. med. Wschr. **1924**.
[3] HERXHEIMER: Zitiert auf S. 713.
[4] EWIG: Zitiert auf S. 721.

Es scheint mir eine allzu einfache und den sehr verwickelten Verhältnissen nicht gerecht werdende Erklärung, wenn alle die geschilderten Veränderungen als die Folge einer „Überkompensationsalkalose" hingestellt werden (Schenk). In Wirklichkeit existiert ja eine Alkalose im Trainingszustand gar nicht. Denn die Vermehrung der Alkalireserve liegt zwar in der Richtung einer Alkalose. Es kommt aber nicht zu ihrer Ausbildung, weil ja gleichzeitig die freie CO_2 im Blut entsprechend vermehrt wird. Übrigens würde auch durch die Tatsache, daß es bei schwerer Muskelarbeit zu einer vorübergehenden Acidose mit allen Erscheinungen eines Überwiegens des Sympathicus — Tachykardie, Hypertension usw. — kommt, keineswegs erklärt werden, warum es im Anschluß hieran überkompensatorisch zu einer dauernden Alkalose kommen sollte.

Man wird vielmehr die Grundlage der Veränderungen in erster Linie im Muskel selbst zu suchen haben, von dem wir durch die Untersuchungen von Embden und Habs[1] wissen, daß er sich sehr rasch auf die erhöhten Anforderungen in bezug auf die Speicherung von Glykogen einzustellen vermag. Diese Speicherung ist ohne Zweifel ein äußerst zweckmäßiger Vorgang. Ebenso zweckmäßig ist es für den Muskel, wenn er Puffersubstanzen in größerer Menge retiniert. Denn in um so größerer Menge vermag er die bei harter Anstrengung gebildete Milchsäure abzufangen. Das gleiche gilt natürlich für das Blut, das wir vielleicht als einen Indicator für die Verhältnisse im Muskel ansehen dürfen. In welcher Weise allerdings diese Vermehrung der Puffersubstanzen vor sich geht, darüber vermögen wir uns ein Bild noch nicht zu machen.

Diese Vermehrung der Alkalireserve und der arteriellen CO_2-Spannung muß nun weitere Veränderungen im Chemismus nach sich ziehen. Wir müssen uns fragen, welche dieser Veränderungen als die primäre aufzufassen ist. Dabei spielen die mechanischen Verhältnisse bei der Atmung eine große Rolle.

Wenn die alveolare CO_2-Spannung erhöht ist, wird in der Zeiteinheit prozentual mehr CO_2 ausgeschieden. Entsprechend wird auch prozentual — im Verhältnis zum Atemvolumen also — mehr Sauerstoff aufgenommen. Dieser Veränderung muß — bei gleichbleibendem oder steigendem Atemvolumen — ein höherer O_2-Verbrauch, oder aber, bei kleinerem Atemvolumen, gleichbleibender O_2-Verbrauch entsprechen. Nun steigt aber bei Trainierten in der Ruhe der O_2-Verbrauch keineswegs an, sondern er ist nur im Gefolge besonders harter Trainingsarbeit einige Zeit erhöht. Wir können also empirisch mit einem Gleichbleiben des Grundumsatzes rechnen. Andererseits haben nicht nur die Bestimmungen der arteriellen CO_2-Spannung, sondern auch die Beobachtung des Sauerstoffsverbrauchs beim Trainierten, die ich und Kost angestellt haben, ergeben, daß bei vielen Trainierten die Ausnutzung bedeutend erhöht ist. Prozentual wird also mehr Sauerstoff aufgenommen, d. h. das Atemvolumen wird besser ausgenutzt. Das Atemvolumen dürfte also im Trainingszustand entsprechend absinken, obwohl exakte Feststellungen hierüber wegen der großen Variabilität des Atemvolumens noch nicht vorliegen.

All dies könnte natürlich Folge einer primären Erhöhung der Alkalireserve sein. Denn sie könnte ihrerseits die entsprechende Erhöhung der alveolaren CO_2-Spannung zur Folge haben und damit eine Verringerung des Atemvolumens bewirken.

Es könnte aber auch umgekehrt liegen. Ist nämlich die Verringerung des Atemvolumens der primäre Vorgang, so muß sich daran zwangsläufig eine Erhöhung der alveolaren CO_2-Spannung schließen, die ihrerseits wieder ein An-

[1] Embden u. Habs: Zitiert auf S. 726.

wachsen der Alkalireserve bewirken könnte. Eine solche Genese der beobachteten Veränderungen erscheint mir deshalb sehr diskutabel, weil wir auch bei der Arbeit selbst eine Veränderung in der Funktion des Atemzentrums beobachtet haben. Während bei dem Untrainierten eine bestimmte Arbeit zu einer ganz erheblichen Steigerung des Atemvolumens und dadurch zu einer großen Verdünnung der abgelüfteten CO_2 führt, hat die gleiche Leistung beim Trainierten nur einen viel geringeren Effekt: Das Atemvolumen steigt viel weniger an, und die CO_2-Konzentration in der Ausatmungsluft ist größer, ebenso natürlich die O_2-Ausnutzung. Dies Verhalten ist ein deutliches Zeichen einer geringeren Empfindlichkeit des Atemzentrums. Denn die abgelüftete Menge CO_2 ist in beiden Fällen etwa gleich, nur die Ventilation ist verschieden. Beim Trainierten ist das Atemzentrum gegen den Reiz der Säure also offenbar weniger empfindlich, und es läßt sich vorstellen, daß diese Änderung auf dem Wege der Gewöhnung vor sich geht: Der oft wiederholte Reiz der Überschwemmung mit sauren Valenzen läßt die Reaktionsfähigkeit des Atemzentrums vielleicht abstumpfen. Aber dies ist nichts als eine Vermutung, die sich genau so wenig beweisen läßt wie das Gegenteil. Wesentlich für uns ist, daß es zu einer starken Verschiebung im Säurebasengleichgewicht kommt, deren Zweckmäßigkeit uns geläufig und deren Auswirkung uns klar ist. Nur der Mechanismus ihrer Entstehung ist unserer Erkenntnis noch entzogen. Insbesondere können wir nicht sagen, ob das wesentliche Geschehen im Zentrum oder in der Peripherie liegt.

Zum mindesten sind aber zentrale Auswirkungen des Trainingseinflusses vorhanden. Ob die weiteren Folgen *zentraler* Natur sind, vermögen wir nicht zu sagen. Auffallend ist immerhin, daß es in der Ruhe zu einer Bradypnoe kommen kann, und das andere benachbarte vegetative Zentren ebenfalls in Mitleidenschaft gezogen zu werden scheinen (Pulsfrequenz, Blutdruck). Für die letztgenannten Funktionsänderungen allerdings können auch peripherische Faktoren verantwortlich gemacht werden.

So dürfte das Verhalten des Herzens bei harter Arbeit von Einfluß auf seine spätere Funktion sein. Bei Arbeit wird bekanntlich die Pulsfrequenz gesteigert. Doch geht diese Steigerung in der Regel nicht über das Doppelte der Ruhefrequenz hinaus. Andererseits wissen wir aus zahlreichen Untersuchungen, daß der O_2-Bedarf des Körpers auf ein Vielfaches steigt (bis auf das 13fache), und auch von dem Minutenvolumen des Herzens ist eine Steigerung auf mindestens das 3—4fache des Ruhewertes bekannt. Es ist daher mit größter Wahrscheinlichkeit anzunehmen, daß sich nicht nur die Frequenz, sondern auch das Schlagvolumen des Herzens bei der Arbeit steigert. Diese Steigerung geht offenbar so vor sich, daß das Restvolumen des Herzens verringert wird, d. h. daß das Herz sich vollständiger kontrahiert. Denn aus den röntgenologischen Untersuchungen während der Arbeit ergibt sich, daß eine Erweiterung des Herzens in der Regel nicht eintritt.

Kommt es aber auf diese Weise immer wieder zu einer Erhöhung des Schlagvolumens, so wäre es denkbar, daß auf dem Wege der Gewöhnung die vollkommenere Entleerung des Herzens auch in der Ruhe beibehalten würde. Hieraus würde sich automatisch eine Verringerung der Pulsfrequenz ergeben.

Alle diese Möglichkeiten können aber bisher nicht als vollgültige Erklärungen gelten. Sie sind nur als Andeutungen der Richtung zu verwerten, in der die endgültige Erklärung gesucht werden kann. Sicher scheint mir davon nur, daß der erste Ausgangspunkt ihrer Ursache in der Peripherie liegen muß. Daß aber auch die Zentren an ihnen beteiligt sind, wird man angesichts der gleichen Richtung all dieser Regulationsverschiebungen für wahrscheinlich halten.

VIII. Das Wachstum.

1. Muskulatur.

Es soll nicht die Aufgabe dieses Abschnittes sein, die gesamte umfangreiche Literatur über das Muskelwachstum zu studieren. Es darf als bekannt vorausgesetzt werden, daß gewisse Arten der Arbeit zu Massenzunahme führen, während dies bei anderen nicht der Fall ist. Zu den erstgenannten gehört jede Arbeit, bei der die Arbeit *in der Zeiteinheit* über ein gewisses Maß gesteigert wird, während die Steigerung der Arbeit *lediglich in ihrer absoluten Menge* ohne Steigerung in der Zeiteinheit in der Regel zu der zweiten Gattung gehört. Beispiele aus dem Gebiet der Leibesübungen sind etwa die schwerathletische Übung — reine Kraftleistung — und der Langstreckenlauf. Während bei der ersten die Leistung in der Zeiteinheit sehr groß ist, ist sie bei der zweiten ganz unverändert.

Über den Einfluß des Trainings auf das Wachstum und das sonstige Verhalten des isolierten Muskels sollen nur einige neuere Arbeiten Erwähnung finden. So fanden Siebert und Petow[1] in Bestätigung älterer Versuche von Belchradek[2], daß Froschmuskelbrei von Arbeitsmuskeln Substanzen enthält, die das Wachstum von Kaulquappen fördern. Siebert[3] fand ferner, daß bei diesen Einflüssen die Strahlung eine offenbar wesentliche Rolle spiele. Daß die Art der angewandten Trainingsarbeit von Bedeutung ist, ergibt sich aus neueren Versuchen von Kohlrausch, der an Hunden bei verschiedenartiger Arbeit Gewichtsveränderungen fand, die sich auf verschiedenartiges Verhalten von Fett und Muskeleiweiß zurückführen ließen.

Palladin und Ferdmann[4] fanden im trainierten Kaninchenmuskel 10 bis 12% mehr Kreatin als im untrainierten. Allerdings ist hier zu bemerken, daß das „Training" auf dem Wege faradischer Reizung stattfand, deren trainierender Effekt immerhin fraglich erscheinen muß, besonders wenn es sich um ein zu muskulären Leistungen so ausgesprochen ungeeignetes Tier wie das Kaninchen handelt.

Von gewissem praktischen Interesse ist auch eine Feststellung von Hedvall[5]. Er fand bei ergographischen Untersuchungen, daß das Training *einer* Muskelgruppe die Ausdauer anderer Muskelgruppen erhöhte und daß umgekehrt die Ermüdung *einer* Muskelgruppe die Ausdauer anderer Muskelgruppen herabsetzte.

Von besonderer Bedeutung ist es für unsere Betrachtung, wie die Skelettmuskulatur auf den dauernden Reiz der körperlichen Arbeit, wie ihn die Leibesübungen darstellen, d. h. auf das Training reagiert. Es leuchtet ein, daß diese Reaktion anders sein wird, je nachdem es sich um einen heranwachsenden Organismus oder einen Erwachsenen handelt. Bei dem letzten werden außerdem konstitutionelle Momente vielfach für die Wirkung den Ausschlag geben.

Auch bei dem Jugendlichen wird es nicht allein die Stärke des Reizes sein, die den Grad der Wirkung ausmacht, sondern es wird darauf ankommen, in welchem Stadium des Wachstums sich der Organismus gerade befindet. Daß hier Perioden starken Wachstums mit Perioden relativen Stillstandes abwechseln, ist nach den Untersuchungen von Matthias[6] und anderen sicher. Ob diese

---

[1] Siebert u. Petow: Z. klin. Med. **102** (1925).
[2] Belchradek: C. r. Soc. Biol. Paris **86** (1922).
[3] Siebert: Z. klin. Med. **1928**.
[4] Palladin u. Ferdmann: Hoppe-Seylers Z. **174** (1928).
[5] Hedvall: Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.) **32** (1915).
[6] Matthias: Einfluß der Leibesübungen auf das Körperwachstum. Zürich u. Leipzig 1916.

Perioden allerdings an die Jahreszeiten gebunden sind, wie er behauptet, muß nach den Ergebnissen von KELLER[1] fraglich erscheinen.

Die umfangreichen Untersuchungen von GODIN[2] und MATTHIAS erstreckten sich auf die Frage, ob durch die Leibesübungen eine Beeinflussung des Muskelwachstums überhaupt eintrete. In ihren Untersuchungen hatte sich zunächst ergeben, daß die Turner mit längerer Turnzeit einen größeren Brustumfang und auch größere Muskelumfänge, demzufolge auch ein höheres Gewicht aufwiesen als die Turner mit geringerer Turnzeit. Hiergegen konnte mit Recht eingewandt werden, daß das Turnen hier als natürlicher Auslesefaktor gewirkt habe, daß also die am besten veranlagten Turner auch am intensivsten sich damit beschäftigt hätten, so daß die Auffindung der größten Maße bei ihnen lediglich eine Folge ihrer Veranlagung, nicht ihrer Tätigkeit sei.

GODIN hat diesen Einwand zu beseitigen verstanden. Er hatte unter seinen „Nichtturnern" 14 Schüler, die als schwächlich zu bezeichnen waren. Da ihre Entwicklung auch weiter mit der der anderen Schüler nicht gleichen Schritt hielt, wurde ihnen zur Beteiligung am Gerätturnen geraten. 7 von ihnen kamen diesem Rat nach. Fast unmittelbar darauf nahm Gewicht und Brustumfang dieser Schüler sprungweise zu, während das der anderen 7 weit dahinter zurückblieb. Es nahm so stark zu, daß es sogar die Zunahme der Schülergruppe, die von Anfang an das Turnen mitgemacht hatte, im gleichen Zeitraum übertraf. Es hat also hier offenbar von Anfang an eine Wachstumsmöglichkeit vorgelegen, die aber des Anstoßes bedurfte. Dieser Anstoß ist bei der letzten Gruppe verspätet erfolgt; daher das späte, sprunghafte, gewissermaßen nachholende Wachstum.

Die Zahlen von GODIN sind als Beweismaterial etwas klein, aber MATTHIAS hat sie an weit größerem Material bestätigen können. Es kann somit als sicher erscheinen, daß die Beschäftigung mit Leibesübungen imstande ist, beim heranwachsenden Organismus einen starken Wachstumsreiz zu bilden, allerdings nur dann, wenn die konstitutionellen Vorbedingungen zum Wachstum — die Erbanlage — vorhanden ist. Im jugendlichen Alter ist dies aber mehr oder weniger stark wohl immer der Fall.

Eine weitere Bestätigung dieser Erfahrungen hat HERXHEIMER[3] beibringen können. An Jugendlichen, die leichtathletisches Sommertraining betrieben, trat schon innerhalb eines Vierteljahres eine deutliche Zunahme des Gewichtes und der Muskelumfänge in Erscheinung, der gegenüber die Kontrollpersonen stark zurückblieben. Auch hier ließ sich der Einfluß der Disposition nachweisen. Befand sich die betreffende Vp. gerade in einer Periode starken Längenwachstums, so trat ein Wachstum der Muskelumfänge gar nicht oder nur in sehr geringem Grade in Erscheinung. Ähnliche Beobachtungen hatte auch schon MATTHIAS gemacht, der ausdrücklich darauf hinweist, daß Perioden des Längenwachstums mit denen des Breitenwachstums abwechseln. Offenbar wirkt der Wachstumsreiz in den letzteren wesentlich stärker.

Bei Erwachsenen liegen die Verhältnisse ähnlich, nur daß hier die Disposition, die Bereitschaft zum Muskelwachstum, noch eine größere Rolle spielt. Denn beim Erwachsenen müssen wir, wie schon diese Bezeichnung besagt, damit rechnen, daß die Wachstumsvorgänge im wesentlichen abgeschlossen sind. Es kann deshalb hier nur dann ein Einfluß der Leibesübungen erwartet werden, wenn noch Wachstumspotenzen aus irgendwelchen Gründen im Körper vorhanden sind. Dies wird vor allem dann zu erwarten sein, wenn früher, während

[1] KELLER: Schweiz. Z. Gesdh.pfl. **1922**.
[2] GODIN: La croissance pendant l'age scolaire. Neuenburg 1913.
[3] HERXHEIMER: Virchows Arch. **233** (1921).

der eigentlichen Wachstumszeit, die entsprechenden Reize gefehlt haben. Wenn das betreffende Individuum aber z. B. schon früh in einem körperlich anstrengenden Beruf beschäftigt war, wird man oft kaum mehr einen späteren Einfluß der Leibesübungen feststellen können, weil dann die dem Organismus innewohnenden Wachstumspotenzen durch die Berufseinwirkungen bereits ausgelöst sein werden (s. auch Kaup[1]).

Die Veränderungen beim Erwachsenen werden also durchweg viel geringer sein als beim Jugendlichen und nur in ganz bestimmten seltenen Fällen das gleiche Ausmaß erreichen. Eine *gewisse* Zunahme der Muskulatur wird nach den allgemein gültigen Gesetzen über die Muskelhypertrophie immer erfolgen, wenn die Arbeit den entsprechenden Charakter annimmt. So hat Herxheimer[2] bei Polizeibeamten, die Ausbildungskurse mit sportlichem Training mitmachten, im Laufe dieser Kurse deutliche Muskel- und Gewichtszunahmen beobachtet. Unter den Teilnehmern befand sich eine besondere Gruppe, die durch ihr relativ geringes Gewicht auffiel und die einen besonderen grazilen Körperbau zeigte, die sogenannten Untergewichtigen. Diese Gruppe nahm während des Kurses besonders stark, im Anfang sogar sprungweise an Gewicht zu, ein Zeichen dafür, daß der gleiche Reiz, der bei der Mehrzahl der Kursschüler nur ein geringes Wachstum zur Folge hatte, hier eine viel größere Wachstumspotenz vorgefunden hatte und daher ein viel ausgiebigeres Wachstum hatte auslösen können (s. Abb. 264a bis f).

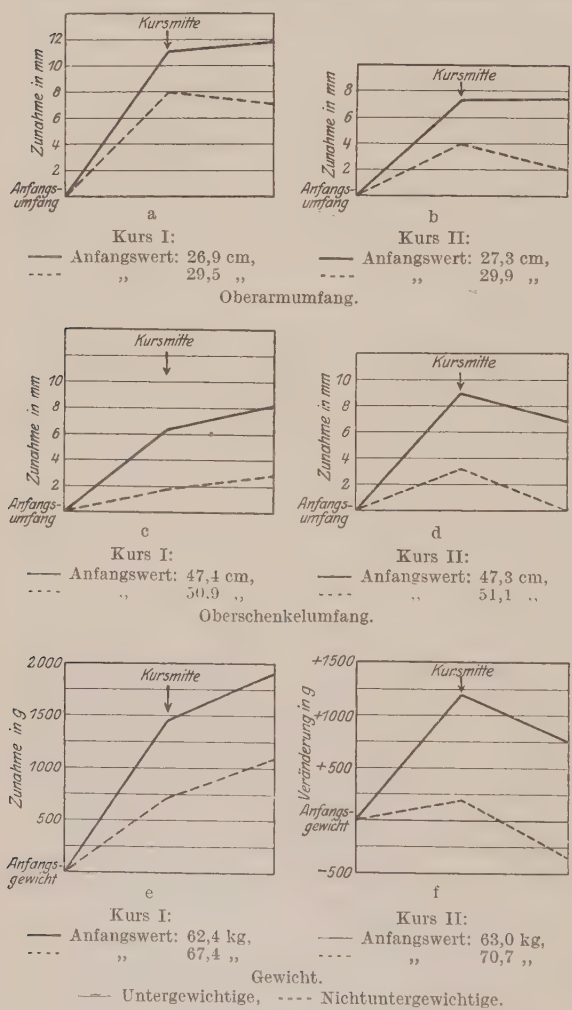


Abb. 264a bis f.

In ähnlicher Weise sind Untersuchungen von Kohlrausch[3] an Studenten der Deutschen Hochschule für Leibesübungen zu deuten. Diese waren im Mittel 23 Jahre alt und können also wohl als erwachsen gelten. Sie waren jedoch im Gegensatz zu den Versuchspersonen von Herxheimer sportlich vorgebildet, so daß bei allen der Hauptteil der vorhandenen Wachstumspotenzen als bereits

[1] Kaup: Konstitution und Umwelt im Lehrlingsalter. München 1922.
[2] Herxheimer: Klin. Wschr. **1** (1922).
[3] Kohlrausch: Z. Konstit.lehre **10** (1924).

ausgelöst gelten konnte. Trotzdem zeigte sich, der vielseitigen und starken Beanspruchung folgend, eine Verbesserung des Brustumfanges und ein Ansteigen der Muskelumfänge. Die Bedeutung der Veranlagung tritt aber besonders deutlich hervor. Denn die dünnsten Leute — mit dem kleinsten Index der Körperfülle — nahmen am wenigsten zu, während die größten Zunahmen bei der Mittelgruppe lagen. Bei der ersten Gruppe handelt es sich ganz offenbar um Menschen, die nach ihrer Anlage nicht zum Muskelwachstum neigen. Rein erfahrungsmäßig sind aus der Praxis des Sportlebens eine ganze Reihe von Fällen bekannt geworden, die ähnlich wie diese Gruppe trotz absichtlicher starker Beanspruchung durch muskelbildende schwerathletische Übungen nicht zu einer Muskelzunahme kommen konnten, offenbar aus dem gleichen Grunde. Auch im Verhalten des Herzens beobachten wir ja ausnahmsweise Ähnliches (siehe oben).

Auch die Berufsarbeit wirkt in diesem Sinne unter gewissen Bedingungen körperformend. Es kommt darauf an, ob bestimmte Muskelgruppen in ihrer Leistung pro Zeiteinheit besonders beansprucht werden. Auf bestimmte Berufsarten (Schmiede, Schlosser usw.) kann hierbei verwiesen werden. Es ist ganz unwahrscheinlich, daß die starke Ausbildung gewisser Muskeln in diesen Berufen lediglich auf angeborener Veranlagung beruht.

2. Körperlänge.

Über die Beeinflussung der Körperlänge, d. h. des Knochenwachstums durch Leibesübungen ist leider weniger bekannt. Aus älteren Untersuchungen von Weissenberg[1], Godin, Matthias wissen wir, daß das Längenwachstum in einer direkten Beziehung zum Breitenwachstum insofern steht, als Perioden beider miteinander abzuwechseln scheinen. Weissenberg wies darauf hin, daß das soziale Milieu einen engen Zusammenhang mit der Stärke des Längenwachstums habe. Untersuchungen von Aron[2] u. a. haben gezeigt, daß es gerade die körperliche Beanspruchung ist, die das Breitenwachstum in den Vordergrund treten läßt und das Längenwachstum hemmt. Am längsten sind nach Aron die Gymnasiasten, dann kommen die städtischen Volksschüler, und am breitesten sind die Landkinder. Schon aus dieser Zusammenstellung ergibt sich, daß das Milieu bzw. die Beschäftigung für die Auswirkung des Längenwachstums entscheidend ist.

Darüber hinaus besitzt der Körper gegenüber besonderer Beanspruchung offenbar eine gewisse Anpassungsfähigkeit. So konnte Kohlrausch[3] zeigen, daß unter dem Einfluß bestimmter Funktionen, z. B. des Tretens beim Fußballspiel, ein Längenwachstum der Unterschenkelknochen eintritt. Solche Veränderungen sind auch gelegentlich als Berufseinflüsse (Schlosser, Schmiede) bekannt geworden. Auch die von Kohlrausch[4] beschriebenen Wirbelsäulendeformitäten — Buckel der Boxer, Ringer, Radfahrer, Skiläufer — gehören wahrscheinlich hierher, da es sich nicht nur um Haltungsveränderungen handeln kann, wenn diese Deformitäten Jahrzehnte, ja das ganze Leben hindurch bestehen bleiben.

---

[1] Weissenberg: Das Wachstum des Menschen. Stuttgart 1911.
[2] Aron: Klin. Wschr. **1923**.
[3] Kohlrausch: Münch. med. Wschr. **1924**, 16.
[4] Kohlrausch: Z. physik. Ther. **27** (1923).

Anhang.

Welthöchstleistungen nach dem Stande von 1929.

1. Leichtathletik.

A. Männer.

a) Laufen.

100 m	10,4 Sek.	15 km	46 : 49,5 Min.
200 m	20,6 Sek.	20 km	1 : 06 : 29,0 Std.
300 m	33,2 Sek.	25 km	1 : 24 : 25,0 Std.
400 m	47,4 Sek.	30 km	1 : 43 : 07,8 Std.
500 m	1 : 03,6 Min.	42,2 km (Marathon)	2 : 32 : 35,0 Std.
800 m	1 : 50,6 Min.	1 Std.	19,210 km
1000 m	2 : 25,8 Min.	2 Std.	33,056 km
1500 m	3 : 51,0 Min.	6 Std.	77,583 km
2000 m	5 : 23,4 Min.	110 m-Hürdenlauf	14,6 Sek.
3000 m	8 : 20,4 Min.	200 m-Hürdenlauf	23,0 Sek.
5000 m	14 : 28,2 Min.	400 m-Hürdenlauf	52,0 Sek.
7500 m	22 : 22,0 Min.	4 × 100 m-Staffel	40,8 Sek.
10 km	30 : 06,2 Min.		

b) Gehen.

3 km	12 : 53,8 Min.	25 km	2 : 05 : 12,2 Std.
5 km	21 : 59,8 Min.	50 km	4 : 34 : 03,0 Std.
10 km	45 : 26,4 Min.	100 km	10 : 04 : 20,8 Std.
15 km	1 : 10 : 23,0 Std.	1 Std.	13275 km
20 km	1 : 37 : 32,2 Std.	2 Std.	24256 km

c) Wurf- und Stoßübungen.

Kugelstoßen (bestarmig)	16,045 m	Diskuswerfen (bestarmig)	48,20 m
Kugelstoßen (beidarmig)	28,02 m	Diskuswerfen (beidhändig)	90,13 m
Speerwerfen (bestarmig)	71,01 m	Hammerwerfen	57,77 m
Speerwerfen (beidarmig)	114,28 m	Gewichtwerfen ($^1/_3$ Ztr.)	13,07 m

d) Springen.

Weitsprung	7,93 m	Hochsprung ohne Anlauf	1,67 m
Weitsprung ohne Anlauf	3,475 m	Dreisprung	15,64 m
Hochsprung	2,03 m	Stabhochsprung	4,26 m

B. Frauen.

a) Laufen.

50 m	6,4 Sek.	1000 m	3 : 8,2 Sek.
60 m	7,6 Sek.	4 × 75 m-Staffel	38,8 Sek.
80 m	10,6 Sek.	4 × 100 m-Staffel	48,2 Sek.
100 m	12,2 Sek.	4 × 200 m-Staffel	1 : 51,6 Sek.
200 m	25,4 Sek.	10 × 100 m-Staffel	2 : 10,4 Sek.
800 m	2 : 16,8 Sek.		

b) Springen.

80 m Hürden (8 Hürden)	12,4 Sek.	Weitsprung mit Anlauf	5,50 m
Hochsprung mit Anlauf	1,59 m	Weitsprung ohne Anlauf	2,57 m
Hochsprung ohne Anlauf	1,16 m		

c) Wurf- und Stoßübungen.

Speerwerfen (600 g) bestarmig	37,575 m	Kugelstoßen (4 kg) beidarmig	19,005 m
Speerwerfen (600 g) beidarmig	48,32 m	Diskuswerfen (1 kg) bestarmig	39,62 m
Kugelstoßen (4 kg) bestarmig	11,32 m	Diskuswerfen (beidarmig)	64,60 m

2. Schwimmen.

A. Männer.

a) Freistil.

100 m	57,4 Sek.	500 m	6 : 08,4 Min.
200 m	2 : 08,0 Min.	800 m	10 : 09,0 Min.
300 m	3 : 33,5 Min.	1000 m	13 : 02,0 Min.
400 m	4 : 50,3 Min.	1500 m	18 : 07,2 Min.

b) Brustschwimmen.

100 m	1 : 14,0 Min.	400 m	5 : 50,2 Min.
200 m	2 : 48,0 Min.	500 m	7 : 48,8 Min.

c) Rückenschwimmen.

100 m	1 : 08,2 Min.	300 m	4 : 24,0 Min.
200 m	2 : 38,8 Min.	400 m	5 : 52,2 Min.

B. Frauen.

a) Freistil.

100 m	1 : 10,0 Min.	500 m	7 : 19,6 Min.
200 m	2 : 40,6 Min.	800 m	13 : 46,4 Min.
300 m	4 : 19,4 Min.	1000 m	15 : 49,6 Min.
400 m	5 : 42,8 Min.	1500 m	23 : 44,6 Min.

b) Brustschwimmen.

100 m	1 : 26,3 Min.	400 m	6 : 45,6 Min.
200 m	3 : 11,2 Min.		

c) Rückenschwimmen.

100 m	1 : 21,6 Min.	400 m	6 : 16,8 Min.
200 m	2 : 59,2 Min.		

3. Eislauf.

500 m	42,8 Sek.	5000 m	8 : 24,2 Min.
1000 m	1 : 31,8 Min.	10000 m	17 : 17,4 Min.
1500 m	2 : 17,4 Min.		

4. Gewichtheben.

a) Federgewicht (bis 60 kg Körpergewicht).

Reißen links	140 Pfd.	Reißen beidarmig	180 Pfd.
Reißen rechts	150 Pfd.	Stoßen beidarmig	240 Pfd.
Stoßen links	168 Pfd.	Drücken beidsrmig	185 Pfd.
Stoßen rechts	185 Pfd.		

b) Leichtgewicht (bis 67,5 kg Körpergewicht).

Reißen links	150 Pfd.	Reißen beidarmig	206 Pfd.
Reißen rechts	166 Pfd.	Stoßen beidarmig	270 Pfd.
Stoßen links	185 Pfd.	Drücken beidarmig	200 Pfd.
Stoßen rechs	215 Pfd.		

c) Mittelgewicht (bis 75 kg Körpergewicht).

Reißen links	170 Pfd.	Reißen beidarmig	214 Pfd.
Reißen rechts	176 Pfd.	Stoßen beidarmig	285 Pfd.
Stoßen links	195 Pfd.	Drucken beidarmig	210 Pfd.
Stoßen rechts	225 Pfd.		

d) Halbschwergewicht (bis 82,5 kg Körpergewicht).

Reißen links	165 Pfd.	Reißen beidarmig	230 Pfd.
Reißen rechts	180 Pfd.	Stoßen beidarmig	296 Pfd.
Stoßen links	190 Pfd.	Drücken beidarmig	222 Pfd.
Stoßen rechts	215 Pfd.		

e) Schwergewicht (über 82,5 kg Körpergewicht).

Reißen links	180 Pfd.	Reißen beidarmig	253 Pfd.
Reißen rechts	202 Pfd.	Stoßen beidarmig	323 Pfd.
Stoßen links	202 Pfd.	Drücken beidarmig	256 Pfd.
Stoßen rechts	227 Pfd.		

Der Umsatz bei körperlicher Arbeit.[1]

Von

Ernst Simonson

Frankfurt a. M.

Mit 29 Abbildungen.

Zusammenfassende Darstellungen.

Atwater: Erg. Physiol. **3**, 497 (1904). — Atzler: Arbeitsphysiologie. Jber. ges. Physiol. **1924**, 251 — Handb. der Arb.physiol. Leipzig 1927. — Bainbridge: The physiology of muscul. Exercise London 1923. — Durig: Energiewechsel. Jber. ges. Physiol. **1922**, 184; **1924**, 234; **1925**. — Eppinger, Kisch u. Schwarz: Versagen des Kreislaufs. Berlin 1927. — Hansen: Untersuchungen über den mechanischen Wirkungsgrad bei Muskelarbeit. Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.) **1927**, 1. — Hill u. Long: Erg. Physiol. **24**, 43 (1925). — Lehmann, G.: Allgemeine Energetik. Handb. d. Biochemie (Oppenheimer) **6**, 564 (1925). — Liljestrand: Handb. d. normalen u. pathologischen Physiologie **2**, 190 (Berlin 1925). — Loewy, A.: Respiratorischer Gaswechsel. Handb. d. Biochemie (Oppenheimer) **6**, 255 (1925) — Tabul. Biolog. **3** (1926). — Tigerstedt: Energiewechsel. Handb. d. Biochemie (Oppenheimer) **6**, 514 (1925). — Zuntz, N. (Loewy): Betrachtungen über die Beziehungen zwischen Nährstoffen und Leistungen des Körpers. Handb. d. Biochemie (Oppenheimer) **6**, 411 (1926).

Welche Vorgänge liegen dem erhöhten Umsatz bei körperlicher Arbeit zugrunde?

Daß bei körperlicher Arbeit der Sauerstoffverbrauch und die Kohlensäureausscheidung ansteigen, war schon Lavoisier[2] bekannt. Hieraus ergab sich dann die für die damalige Zeit sehr weitgehende Folgerung, daß die Verbrennungsprozesse bei körperlicher Arbeit ansteigen, und die allgemeine Erfahrung des gesteigerten Nahrungsmittelbedarfs nach körperlicher Arbeit schien befriedigend erklärt. Hiermit wurde die Auffassung des menschlichen Organismus bei Verrichtung äußerer Arbeit als kalorische Maschine begründet, eine Vorstellung, die bis in die letzte Zeit maßgebend war, zumal sie durch die Untersuchungen von Rubner[3] gestützt wurde, der nachwies, daß das Gesetz von der Erhaltung der Energie auch für den ruhenden tierischen Organismus gelte. Die Versuchsreihen von Zuntz[4], der in geistreicher Weise durch Bestimmung des O_2-Verbrauchs und der CO_2-Ausscheidung die Wärmeproduktion berechnete (indirekte Calorimetrie), bildeten eine weitere schöne Bestätigung der von Rubner gefundenen Gesetzmäßigkeiten. Besonders wichtig sind in dieser Hinsicht die Untersuchungen

[1] Es wird auf die unter gleichem Titel in diesem Handbuch bereits erschienene Übersicht von Rubner hingewiesen. Das darin behandelte Material gelangt im vorliegenden nicht mehr zur Darstellung.

[2] Lavoisier: Oeuvres de. Paris 1862.

[3] Rubner: Die Gesetze des Energieverbrauchs bei der Ernährung. Berlin 1902.

[4] Zuntz: Pflügers Archiv **68** (1897).

von ATWATER und BENEDICT[1], die auch körperliche Arbeit in den Bereich ihrer Stoffwechselbilanzversuche zogen. Sie wandelten körperliche Arbeit (Bremsarbeit) in JOULEsche Wärme um und fanden in ihrem Respirationscalorimeter auch unter diesen Bedingungen eine befriedigende Übereinstimmung zwischen direkt gemessener Wärmeabgabe, der aus Nahrung, Harn und Kot berechneten und der mittels Bestimmung von O_2-Verbrauch und CO_2-Ausscheidung nach ZUNTZ berechneten Wärmebildung. Hierdurch schien vorerst die Auffassung des tierischen Organismus bei körperlicher Arbeit als kalorische Maschine gestützt, da die nach dem Gesetz von der Erhaltung der Energie zu erwartende Erhöhung des Umsatzes bei körperlicher Arbeit bilanzmäßig nachweisbar ist.

Gegen diese Auffassung waren wiederholt schwere Bedenken geäußert worden. So wurde darauf hingewiesen, daß nach dem zweiten Hauptsatz der Thermodynamik bei Berücksichtigung des Wirkungsgrades der Muskelarbeit im Muskel ein Temperaturgefälle von mehreren 100° C herrschen mußte, eine besonders bei Berücksichtigung der histologischen Struktur äußerst unwahrscheinliche Annahme. Auch mußte es auffallen, daß der isolierte Muskel auch unter anaeroben Bedingungen Arbeit leisten konnte, wie HERRMANN schon 1876 nachgewiesen hatte. Experimentelle Beweiskraft erhielten die Einwände durch die Versuche von FLETCHER und HOPKINS und vor allem von HILL und MEYERHOF, aus denen unzweifelhaft hervorging, daß der Muskel und damit auch der Körper bei Verrichtung äußerer Arbeit nach dem Prinzip einer chemodynamischen Maschine funktioniert. Die Arbeitsleistung als solche ist danach ein anaerober Vorgang und wird durch die Bildung von Milchsäure aus Glykogen ausgelöst; der O_2-Verbrauch ist lediglich an die restitutive Phase der oxydativen Beseitigung der Milchsäure gebunden. Durch diese Funde war die Berechtigung der Berechnung des Energiewechsels bei der Arbeit nach Calorien in Frage gestellt; jedoch ist die praktische Richtigkeit einer derartigen Berechnung durch die Versuche von ATWATER und BENEDICT[1] sichergestellt worden, und überdies beweisen die experimentellen Befunde von MEYERHOF[2] selbst, daß bei der Arbeit des isolierten Muskels die zur Oxydation verbrannte Sauerstoffmenge multipliziert mit ihrem (für die Verbrennung von Kohlehydraten gültigen) kalorischen Wert 5,06 der während der gesamten Zuckungsperiode (Arbeit und Erholung) freigewordenen Wärmemenge, d. h. dem Energieverlust durch den gesamten Arbeitsvorgang gleichkommt. Hiermit ist bewiesen, daß wir tatsächlich berechtigt sind, aus dem O_2-Verbrauch, obwohl dieser nur die Erholung kennzeichnet, den Gesamtenergieumsatz bei der Arbeit zu berechnen. Das Fundamentelle der von HILL und MEYERHOF[2] begründeten neuen Betrachtungsweise liegt darin, daß die Arbeitsleistung selbst als anaerober Vorgang mittels der Respirationsanalyse nicht erfaßt werden kann, daß wir mittels der Respirationsversuche lediglich den Erholungsvorgang (Restitution) verfolgen können. Zweifellos erfolgt die Energielieferung für körperliche Arbeit letzten Endes durch Verbrennung von Nahrungsstoffen. Aber wir wissen nunmehr, daß dieser Vorgang nur ein letztes Glied in einem komplizierten Geschehen vorstellt.

HILL und MEYERHOF glaubten nun, daß durch ihre Untersuchungen am isolierten Muskel die Transformation der chemisch-potentiellen Energie der Nahrungsmittel in äußere Arbeit ziemlich weitgehend geklärt sei. Nun sind gewiß Untersuchungen am isolierten Muskel nur richtung-, aber nicht maßgebend für die Vorgänge am ganzen Organismus, und zur Verallgemeinerung ihrer Befunde erschien die Nachprüfung und Bestätigung am Menschen von

[1] ATWATER u. BENEDICT: Carn. inst. publ. Washington 1905.
[2] MEYERHOF: Pflügers Arch. **1919—1923.**

grundlegender Bedeutung. Hill unternahm es selbst mit seinen Mitarbeitern Long und Lupton[1], diesen Nachweis zu führen, und kam auf Grund seiner Versuche zu dem Schluß, daß der Verlauf des O_2-Verbrauchs, der CO_2-Ausscheidung und der Ventilation bei und nach körperlicher Arbeit auf die Bildung und oxydative Beseitigung der Milchsäure zurückzuführen sei, daß insbesondere der Sauerstoffmehrverbrauch bei und nach körperlicher Arbeit ausschließlich von der oxydativen Milchsäurebeseitigung herrühre, mit anderen Worten, daß die von Hill und Meyerhof am isolierten Froschmuskel gefundenen Vorgänge sich im wesentlichen auch im intakten Warmblüterorganismus abspielen. Hill, Long und Lupton glaubten, in folgenden Punkten den Beweis für die Richtigkeit ihrer Anschauung zu sehen:

1. daß der Anstieg der Milchsäure im Blut und der der Sauerstoffaufnahme während der Arbeit proportional verliefen,

2. daß eine Parallelität zwischen dem Absinken des Sauerstoffverbrauchs und des Milchsäurespiegels im Blut nach beendeter Arbeit bestand,

3. daß die ermüdende Milchsäurekonzentration beim Menschen dieselbe sei wie am isolierten Muskel und

4. daß der Oxydationsquotient der Milchsäure

$$\left(= \text{Verhältnis: } \frac{\text{beseitigte Milchsäure}}{\text{verbranntes Kohlehydrat}}\right)$$

am Menschen und am isolierten Froschmuskel identisch ist, d. h. 5,2.

Die von Hill und seinen Mitarbeitern angeführten experimentellen Beweise können jedoch nach den Ausführungen von Gollwitzer-Meier und Simonson[2] nicht in allen Punkten als stichhaltig angesehen werden.

So existieren noch zu wenig Versuche darüber, ob der Anstieg der M.S. im Blute bei zunehmender Geschwindigkeit (Hill) oder zunehmender Belastung (Riabouschinski[3]) wirklich ähnlichen Gesetzmäßigkeiten folgt, wie sie für den Anstieg des Sauerstoffverbrauchs, besonders durch die Untersuchungen von Atzler, bekannt ist. Vergleiche zwischen der Höhe des M.S.-Spiegels im Blut und der Höhe des O_2-Verbrauchs lassen sich nur im steady state der Arbeit (nach Hill) anstellen. Im steady state bei mäßiger körperlicher Arbeit verharren M.S.-Spiegel, O_2-Verbrauch, CO_2-Ausscheidung und Ventilation auf einem konstanten, der Schwere der Arbeitsleistung entsprechenden Niveau, während bei schwerer körperlicher Arbeit, die zu keinem steady state führt, der Höhepunkt des M.S.-Spiegels erst in der 4. bis 10. Erholungsminute, der Höhepunkt des O_2-Verbrauchs dagegen am Ende der Arbeitsleistung erreicht wird. Die beiden für die Schwere der Arbeit charakteristischen Höhepunkte fallen demnach nicht zusammen, wodurch ein Vergleich zweifellos sehr erschwert ist, zumal es sehr schwierig ist, den Höhepunkt des M.S.-Spiegels genau zu erfassen. Hill führte derartige Versuche auch im steady state durch, allerdings nur in geringer verwertbarer Anzahl (6 Versuche).

In diesen Versuchen ist zudem die Korrelation zwischen O_2-Mehrverbrauch und der Höhe des venöden M.S.-Spiegels erstaunlich niedrig; nämlich nach Spearman[4] berechnet nur 0,257. In neueren, von Long[5] mitgeteilten Versuchen ist allerdings die Korrelation höher.

Eine bessere Übereinstimmung findet sich auch in den Versuchen von Hill, Long und Lupton mit Einatmung von 50% Sauerstoffgemischen. Hierbei ist die maximale M.S.-Konzentration im Blut wie die maximale O_2-Aufnahme beträchtlich erhöht; doch sind diese unter anaeroben Bedingungen ausgeführten Versuche nicht ausreichend, die Gültigkeit der Meyerhofschen Reaktion für die Vorgänge am Gesamtorganismus zu beweisen. Man kann eigentlich nur sagen, daß bei zunehmender Schwere der Arbeit die M.S.-Bildung bzw. -Beseitigung und der Sauerstoffmehrverbrauch zunehmen, ohne daß damit eine gesetzmäßige Beziehung zwischen beiden bewiesen wäre.

[1] Hill, Long u. Lupton: Proc. roy. Soc. Med. **96**, 438 (1924); **97**, 438 u. 155 (1925).
[2] Gollwitzer-Meier u. Simonson: Klin. Wschr. **1929**, 1445.
[3] Riabouschinski: Biochem. Z. **193**, 161 (1928).
[4] Spearman: $\varrho = 1 - \frac{6 \sum d^2}{n(n^2 - 1)}$.
[5] Long: Proc. roy Soc. Med. **1929**.

Auch die von HILL behauptete Parallelität zwischen dem Absinken des Sauerstoffverbrauchs und des Milchsäurespiegels nach beendeter Arbeit stimmt nur in groben Zügen. Daß der Milchsäurespiegel erst einige Minuten nach der Arbeit seinen Höhepunkt erreicht, wurde bereits erwähnt. HILL führt dies — durchaus plausibel — darauf zurück, daß mit der Beendigung der Arbeit noch kein Diffusionsgleichgewicht zwischen Muskel und Blut besteht; vielmehr ist die Milchsäurekonzentration vorerst im Muskel noch höher, so daß in den ersten Erholungsminuten noch Milchsäure vom Muskel ins Blut übertritt. HILL verfolgte in getrennten Versuchen nach schweren Arbeitsleistungen den Abfall des Milchsäurespiegels und des O_2-Verbrauchs; der Sauerstoffverbrauch erreicht hier nach ca. $1^1/_2$—2 Stunden ein konstantes Niveau, das noch etwa 7% über dem Ruheniveau liegt. Das Absinken des Milchsäurespiegels verfolgte HILL nur ca. 1 Stunde hindurch, obwohl nach 1 Stunde der Milchsäurespiegel noch nicht das Ruheniveau erreicht hatte; HILL schließt aber aus dem Kurvenverlauf, daß dies sicher im Verlauf der 2. Stunde nach der Arbeit der Fall wäre. Aus den Untersuchungen von GOLLWITZER-MEIER und SIMONSON ergibt sich aber, daß es gerade auf die Verfolgung des späteren Erholungsverlaufs ankommt. Es besteht natürlich ein ungefähres Zusammengehen beider Vorgänge, wie z. B. auch zwischen der Abnahme der Ventilation und der der Milchsäure nach der Arbeit, ohne daß man hieraus auf mehr als auf eine gewisse Abhängigkeit zwischen beiden Vorgängen schließen könnte.

Die ermüdende Milchsäurekonzentration berechneten HILL, LONG und LUPTON aus dem Sauerstoffverbrauch. Die Grundlage der Berechnung ist kurz folgende: Da die Verbrennungswärme des Glykogens 3836 Calorien beträgt, müssen zur Bildung von Glykogen aus Milchsäure 740/3836 = 1/5,2 g Glykogen verbrannt werden (740 cal entsprechen der bei der Zuckung insgesamt freiwerdenden Wärmemenge, auf 1 g Glykogen bzw. Milchsäure umgerechnet). Der Wirkungsgrad der Erholung ist also

$$\frac{\text{verbranntes Glykogen}}{\text{gebildetes Glykogen (= beseitigte Milchsäure)}} = \frac{1}{5{,}2};$$

ein Wert, der von MEYERHOF am isolierten Muskel als Durchschnittswert gefunden wurde. Bei Zugrundelegung eines derartigen Wirkungsgrades der Erholung werden bei der Bildung von 7 g Glykogen aus 7 g Milchsäure etwa 1000 cm^3 O_2 (genauer 1020) verbraucht und 1000 cm^3 CO_2 gebildet; Multiplikation von 1020/7 = 146 cm^3 O_2 mit dem bei der Oxydation von Kohlehydraten gültigen kalorischen Wert des O_2 von 5,06 ergibt 740 Calorien, entspricht demnach genau der beim Arbeitsprozeß insgesamt abgegebenen Wärme. Da demnach 1 l O_2-Mehrverbrauch 7 g beseitigter bzw. gebildeter Milchsäure entspricht, kann leicht aus dem Mehrverbrauch an O_2 die zugehörige Milchsäuremenge berechnet werden; dabei muß der in der Erholung insgesamt über dem Ruheniveau aufgenommenen O_2-Menge (Oxygendebt nach HILL, Erholungsrückstand) die zu Beginn der Erholung vorhandenen Milchsäure entsprechen.

HILL berechnet demnach folgende Werte:

Tabelle 1.

O_2-debt pro kg in l	0,10	0,15	0,175	0,216	0,26
M.S. pro kg in g	0,70	1,05	1,23	1,52	1,80
M.S. im Muskel in %	0,23	—	0,41	0,51	0,62
M.S. im Muskel in %, bei Annahme, daß $^1/_3$ M.S. aus dem Muskel diffundiert ist	0,15	—	0,27	0,34	0,41

Das Milchsäuremaximum im isolierten Froschmuskel fand Meyerhof zu 0,35%, bei Alkalizusatz ($p_H = 10$) zu 0,5%. Der menschliche Muskel im guten Training kann also, wie Hill ausführt, durch freien Willen seinen Muskel bis zu einem Grad der Erschöpfung treiben, wie es durch elektrische Reizung beim isolierten Muskel erreicht werden kann.

Ferner berechnet Hill aus dem Sauerstoffbedarf von 23 l/min eine Milch-Bildung von 169 g. Bei Annahme von 20 kg Muskelmasse der Versuchsperson wurde in 21 Befunden das Maximum der Milchsäurekonzentration im Muskel (0,3%) in $^1/_2$ Minute erreicht. Eine maximale Arbeit kann also weniger als eine halbe Minute fortgeführt werden, und hiermit stimmt die Beobachtung ausgezeichnet überein, daß nur 200 m mit der gleichen Geschwindigkeit wie 100 m (10,4 Sekunden) gelaufen werden können, alle größeren Strecken nur mit geringerer Geschwindigkeit. Hierin sehen Hill und Mitarbeiter einen ausschlaggebenden Beweis, daß die Milchsäure „the real and fundamental basis" für die Muskelarbeit und Ermüdung ist.

Die im vorstehenden beschriebene Berechnung nach Hill basiert darauf, daß die Milchsäure auch im Gesamtorganismus nach Art der Meyerhofschen Reaktion verschwindet; also auf einer Voraussetzung, die eben gerade zu beweisen wäre.

Den Nachweis, daß auch am ganzen Menschen der Oxydationsquotient der Milchsäure 5,2 ist, führte Hill in doppelter Weise: durch einen Vergleich des Milchsäurespiegels mit dem Sauerstoffverbrauch und durch Messung der Kohlensäureretention. Hill nahm an, daß 50% des Körpergewichts im Diffusionsgleichgewicht mit dem Blute stehen, eine Annahme, die wohl im allgemeinen zutreffend sein dürfte. Aus zwei Venenblutproben wurde die Abnahme des Milchsäuregehaltes im Blut bestimmt; es ließ sich dann berechnen, wieviel Milchsäure zwischen zwei Venenblutproben im Körper zurückgebildet wurde. Durch gleichzeitige Bestimmung des Erholungssauerstoffs während dieser Zeit konnte man dann den Wirkungsgrad der Erholung (bzw. den Oxydationsquotient der Milchsäure) bestimmen. Hill fand Werte von $5{,}6 \pm 1$, also eine recht gute Übereinstimmung. Nach den Versuchen von Gollwitzer-Meier und Simonson[1] kann aber möglicherweise bei dieser Methode die Übereinstimmung eine zufällige sein.

Bei dem von Hill untersuchten Arbeitstyp (schnelles Laufen) findet sich als Ausdruck einer Kohlensäureretention im späteren Verlauf der Erholung eine Erniedrigung des R.Q.; bei der Beseitigung der M.S. wird Alkali frei, an welches Kohlensäure gebunden wird, anderenfalls würde eine Verschiebung der Reaktion nach der alkalischen Seite eintreten. Es wird hierbei für die verschwindende M.S. ein äquivalenter Betrag an CO_2 zurückgehalten. Aus der Erniedrigung der R.Q. kann die gespeicherte Menge CO_2 und damit die gesamt verschwindende Menge M.S. aus dem gleichzeitig gemessenen O_2-Verbrauch die verbrannte Menge K.H. berechnet werden. Aus dem Verhältnis beider Größen kann der Wirkungsgrad der Erholung bestimmt werden. Hill, Long und Lupton[2] fanden hierbei als Durchschnittswert 5,2, genau den gleichen Wert wie am isolierten Muskel. Allerdings sei darauf hingewiesen, daß die Schwankungen, auf die sich der Mittelwert bezieht, nicht unbeträchtlich sind. Hill selbst macht auf die großen Fehlerquellen, die derartigen Versuchen und Berechnungen anhaften, aufmerksam.

Falls die von Hill mit Hilfe der Kohlensäureretention erhaltenen Werte nicht nur für einen Arbeitstyp, sondern überhaupt für den Gesamtbegriff Arbeit gültig sein sollen, so müssen sie sich auch an anderen Arbeitstypen reproduzieren

[1] Gollwitzer-Meier u. Simonson: Zitiert auf S. 740.
[2] Hill, Long u. Lupton: Zitiert auf S. 740.

lassen. Die Kohlensäureretention ist jedoch nicht bei allen Arbeitstypen nachweisbar. Auch bei ein und demselben Arbeitstyp kommen nach den Untersuchungen des Verfassers individuelle Verschiedenheiten vor. Mit Recht wendet HERXHEIMER[1] ein, daß der aktuelle Verbrennungs-R.Q. in keinem Stadium der Erholung genau bekannt ist, während HILL und Mitarbeiter für die Berechnung der Kohlensäureretention von der unbewiesenen Annahme der Stetigkeit des Ruhe-R.Q. durch die ganze Arbeit und Erholung hindurch ausgehen.

GOLLWITZER-MEIER und Verfasser[2] gingen an eine Nachprüfung der HILLschen Versuche. Auch noch aus einem anderen Grunde erschien eine Nachprüfung wünschenswert. Als HILL, LONG und LUPTON ihre Versuche unternahmen, war die M.S.- und Phosphorsäurebildung aus Lactacidogen die einzige bekannte energieliefernde Reaktion am isolierten Muskel. Inzwischen haben sich jedoch die Grundlagen des Problems verschoben. Wir wissen heute durch die Untersuchungen von EMBDEN und Mitarbeitern[3], PARNAS[4], EGGELTON[5], MEYERHOF und LOHMANN[6], FISKE und SUBBAROW[7], daß außer der Milch- und Phosphorsäurebildung sich bei der Arbeit des isolierten Muskels eine Reihe anderer Stoffwechselvorgänge von nicht unbeträchtlichem Ausmaß abspielen. Die Gesamtenergie für alle diese Prozesse muß natürlich letzten Endes durch Oxydation der Nahrungsstoffe geliefert werden. Es ist daher wahrscheinlich, daß die Steigerung des Sauerstoffverbrauchs bei körperlicher Arbeit nicht ausschließlich auf die oxydative Beseitigung der Milchsäure zu beziehen ist.

GOLLWITZER-MEIER und Verfasser[2] bestimmten nun nach einer kleineren und scheinbar geeigneteren Standardarbeit (30 Kniebeugen innerhalb 1 Minute) an 20 Vp. den Abfall des M.S.-Spiegels im Blut und in 150 Versuchen an 60 Vp. den Abfall des O_2-Verbrauchs. Es ergab sich, daß nach dieser mäßigen Arbeitsleistung der O_2-Verbrauch fast stets nach 6—7, spätestens nach 10—11 Minuten das Ruheniveau erreicht hatte. Dabei war aber die Erhöhung des Sauerstoffverbrauchs in den letzten Erholungsminuten nur noch gering. Der M.-S.-Spiegel war jedoch selbst 17—22 Minuten nach Beendigung der gleichen Standardarbeit noch durchschnittlich 46,5% erhöht; da der durchschnittliche maximale Anstieg des M.S.-Spiegels (in der 3. bis 4. Erholungsminute) 91,5% beträgt, so ist die nach 20 Minuten noch bestehende Erhöhung des M.-S.-Spiegels im venösen Blut im Verhältnis zu den bei der betreffenden Arbeit überhaupt vorkommenden Steigerungen noch beträchtlich. Zu dem gleichen Zeitpunkt hat aber der Sauerstoffverbrauch längst wieder das Ruheniveau erreicht; d. h. nach der 10. Erholungsminute erfolgte die M.S.-Beseitigung ohne meßbare Erhöhung des Sauerstoffverbrauchs. Dabei ist die Abnahme der M.S. von einer Größenordnung, daß der ihr entsprechende O_2-Verbrauch, nach dem HILLschen Verfahren berechnet, durchaus meßbar sein müßte; nach den Berechnungen von GOLLWITZER-MEIER und dem Verfasser müßte sich eine Erhöhung des Umsatzes in der 10. bis 20. Erholungsminute von 8—10% ergeben. MARTIN, FIELD und HALL[8] bestätigten kürzlich diese Befunde. Sie fanden bei Hunden nach körperlicher Arbeit (Reizung des Lumbalmarks durch elektrischen Strom), daß der O_2-Verbrauch bedeutend schneller absinkt als der Milchsäurespiegel im Blut.

---

[1] HERXHEIMER u. KOST: Z. klin. Med. **110**, 37 (1929).
[2] GOLLWITZER-MEIER u. SIMONSON: Zitiert auf S. 740.
[3] EMBDEN u. Mitarbeiter: Hoppe-Seylers Z. **165**, **171**, **179** (1927/28).
[4] PARNAS: Klin. Wschr. **1927**, 1710.
[5] EGGELTON: J. of Physiol. **63**, 155 (1927).
[6] MEYERHOF u. LOHMANN: Biochem. Z. **196**, 22 (1928).
[7] FISKE u. SUBBAROW: Science (N. Y.) **47**, 169 (1928).
[8] MARTIN, FIELD u. HALL: Amer. J. Physiol. **88**, 407 (1929).

Tabelle 2

Name, Datum 1929	Körpergewicht	Ruhe	Arbeit	Sofort nach der Arbeit	Erholung (Min. nach beendeter Arbeit) — Zeit		Zeit		Zeit		Zeit	
	kg				Minuten		Minuten		Minuten		Minuten	
Hi. . . . . a	58,5	207	155	—	1—3	1007	4—11	—	—	—	—	—
23. I. b	—	11,23	—	13,1	—	—	8	12,55	—	—	—	—
Schu. . . . a	52,0	264	273	—	1—3	1031	4—13	313	14—23	52	—	—
9. III. b	—	8,3	—	18,02	3	23,32	10	19,92	20	15,0	—	—
Mü. . . . a	48,7	250	367	—	1—3	708	4—13	150	14—23	—	—	—
11. III. b	—	8,4	—	9,75	3	20,2	10	14,0	20	11,78	—	—
Gr. . . . . a	64,0	240	361	—	1—3	2073	4—14	455	15—22	—	23—32	—
15. III. b	—	6,2	—	—	—	—	10	29,83	21	23,75	32	18,18
Ma. . . . a	65,5	200	237	—	1—3	1061	4—7	335	8—12	161	—	—
6. IV. b	—	9,39	—	—	3	19,68	7	28,46	12	24,69	—	—
Bö. . . . . a	83,0	311	255	—	1—3	1134	4—6	67	7—12	31	—	—
11. IV. b	—	18,7	—	—	3	23,1	6	28,83	17	20,28	—	—
Pf. . . . . a	59,8	264	228	—	1—3	1185	4—6	250	7—12	159	—	—
12. IV. b	—	9,82	—	—	3	15,98	6	16,42	17	14,54	—	—
Fr. . . . . a	64,3	276	489	—	1—5	656	6—8	40	9—12	—	13—22	—
26. IV. b	—	10,73	—	—	5	18,45	8	15,55	12	14,20	22	14,20
De. . . . a	60,0	178	279	—	1—5	1223	6—8	328	9—12	50	13—22	—
28. IV. b	—	11,15	—	—	5	20,05	8	20,5	12	25,0	22	16,9

a = cm³ Sauerstoffmehrverbrauch gegenüber Ruhe;

Aus den Versuchen von Gollwitzer und dem Verfasser ergibt sich aber als weitere Tatsache, daß im *Anfang der Erholung* beträchtlich *mehr* Sauerstoff aufgenommen wird, als dies rechnerisch nach der Meyerhofschen Reaktion zu erwarten wäre. Wie weit die tatsächliche Sauerstoffaufnahme mit dem aus der M. S.-Beseitigung nach Hill und Meyerhof errechneten Wert übereinstimmt, zeigen am eindeutigsten gleichzeitige Bestimmungen von O_2-Verbrauch und Blut-M.S. Tabelle 2 enthält die diesbezüglichen Resultate von Gollwitzer-Meier und Simonson, aus denen sich, wie erwähnt, ergibt, daß im Anfang der Erholung beträchtlich mehr Sauerstoff aufgenommen wird, als rechnerisch zur Beseitigung der M.S. notwendig wäre, während in den späteren Erholungsminuten das umgekehrte Verhältnis vorliegt; die beobachteten Abweichungen liegen dabei beträchtlich außerhalb der Fehlergrenze der Methodik. Es ist danach anzunehmen, daß es auch einen mittleren Zeitpunkt der Erholung gibt, in dem berechnete und gemessene Sauerstoffaufnahme übereinstimmen; da die zeitliche Lage des Höhepunkts der M.S. individuell recht verschieden ist, war es nur experimentell sehr schwierig, diesen Zeitpunkt zu erfassen. Immerhin gelang dies in einem Versuch (Tab. 2, Ma. 6. IV.), in dem innerhalb der 7. bis 12. Erholungsminute berechneter und gemessener Sauerstoffverbrauch mit 161 bzw. 175 cm³ recht gut übereinstimmen. Man kann daher wohl annehmen, daß bei anderen Arbeitsleistungen, besonders bei schwereren, dieses Stadium länger ausgedehnt ist, und daß sich die Untersuchungen von Hill, Long und Lupton beim Laufen zufällig auf dieses Stadium beziehen. In der Tat wurde dies von Long in persönlicher Mitteilung bestätigt. Ein derartiger Befund, d. h. ein Oxydationsquotient von 5,2 bei einem zeitlich begrenzten mittleren Teil der Erholung, stellt zweifellos keinen Beweis dafür dar, daß die Beseitigung der gesamten M.S. nach Art der Meyerhofschen Reaktion erfolgt. Es fehlt demnach am Menschen eine Beziehung zwischen der M.S.-

Fortsetzung.)

Zeit	M.S.-Abnahme	Der M.S.-Abnahme entsprechender O_2-Verbrauch	Tatsächlich aufgenommener O_2	Zuviel (+) oder zuwenig (−) aufgenommener O_2 von b gegenüber a		Zeit	M.S.-Abnahme	Der M.S.-Abnahme entsprechender O_2-Verbrauch	Tatsächlich aufgenommener O_2	Zuviel (+) oder zuwenig (−) aufgenommener O_2 von d gegenüber c	
		cm³ a	cm³ b	absolut	pro Minute			cm³ c	cm³ d	absolut	pro Minute
Minuten	mg%					Minuten	mg%				
1—8	—	23	1007	+984	+123	—	—	—	—	—	—
—	0,55	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
4—13	—	127	313	+286	+29	14—23	—	185	52	−133	−13
—	3,40	—	—	—	—	—	4,92	—	—	—	—
3—10	—	215	150	−65	−9	10—20	—	77	0	−77	−11
—	6,2	—	—	—	—	—	2,22	—	—	—	—
21—32	—	253	0	−253	−28	—	—	—	—	—	—
—	5,57	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
7—12	—	175	161	−14	−2,5	—	—	—	—	—	—
—	3,77	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
7—17	—	505	31	−474	−95	—	—	—	—	—	—
—	8,55	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
7—12	—	80	159	+ 79	+16	—	—	—	—	—	—
—	1,88	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	133	40	−93	−31	8—12	—	61	0	−61	−15
6—8	2,9	—	—	—	—	—	1,35	—	—	—	—
13—22	—	345	—	−345	−35	—	—	—	—	—	—
—	8,1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

b = Milchsäure (M.S.) im Blut, mg%.

Beseitigung und der Höhe des Sauerstoffverbrauchs. Der Gesamtsauerstoffverbrauch ist größer, als es der M.S.-Beseitigung entspricht; dieser Befund stimmt mit der vorher erwähnten Tatsache gut überein, daß außer der M.S.-Bildung und -beseitigung bei der Arbeit noch eine Reihe anderer Stoffwechselvorgänge abläuft, für die letzten Endes die Energielieferung durch Oxydation von Nahrungsstoffen erfolgen muß.

Die ins Blut übergetretene M.S. kann nach den Versuchen von Gollwitzer-Meier und Simonson nicht einfach nach Art der Meyerhofschen Reaktion erfolgen. Damit ist natürlich nicht gesagt, daß nicht auch beim Menschen ein Teil der M.S. nach Art dieser Reaktion verschwinden kann, und zwar der im Muskel verbleibende Anteil.

Hill war geneigt, die Beseitigungsstätte der M.S. ausschließlich in der Muskulatur zu erblicken. Die Versuche von Embden[1] und Mitarbeiter sowie von Parnas und Baer[2] zeigten jedoch, daß auch die Leber die Fähigkeit zur Beseitigung der M.S. durch Umwandlung in Glucose bzw. Glykogen besitzt. Von besonderem Interesse sind hier die Versuche von Janssen und Jost[3], die fanden, daß die in den Muskel zurückdiffundierende M.S. später wieder heraustritt, um definitiv wahrscheinlich in die Leber beseitigt zu werden. Daß die Leber an der Beseitigung der Blut-M.S. teilnimmt, geht auch aus Versuchen von Schumacher und von Beckmann[4] hervor, die bei Leberkranken eine wesentlich verzögerte Beseitigung von intravenös injiziertem Natriumlactat fanden.

[1] Embden u. Mitarbeiter: Biochem. Z. **45** (1913).
[2] Parnass u. Baer:. Biochem. Z. **41**, 386 (1912).
[3] Janssen u. Jost: Hoppe-Seylers Z. **148**, 41 (1925).
[4] Schumacher: Klin. Wschr. **1928** Nr. 7. — Beckmann: Klin. Wschr. **1927**. Nr 47.

Der Mechanismus der M.S.-Beseitigung in der Leber ist noch weitgehend unbekannt; wahrscheinlich müssen wir hier — nach Embden und Jost[1] — ganz andersartige „gekoppelte Reaktionen" annehmen wie im Muskel. Die Energiedifferenz zwischen Glykogen und M.S., d. h. der energetisch unbedingt notwendige Betrag zur Umwandlung von M.S. in Glykogen, ist tatsächlich nur 235 Cal = ca. 6,5% des Energieinhaltes der M.S., während bei der Meyerhofschen Reaktion 20—25% des Energieinhaltes bei der Beseitigung verlorengehen. Es erscheint demnach denkbar, daß zur Beseitigung der M.S. im ganzen Organismus weniger Energie erforderlich ist als im isolierten Muskel, eben weil ein Teil der M.S. in anderen Organen, vor allem wohl in der Leber, in einer weit ökonomischeren Reaktion beseitigt wird.

(Die Ausscheidung von M.S. im Harn spielt gegenüber den großen Mengen von M.S., die bei körperlicher Arbeit entstehen, eine untergeordnete Rolle. Das gleiche gilt für die Ausscheidung durch den Schweiß, ein Mechanismus, der erst bei schwererer Arbeit in größerem Umfange in Aktion tritt. Näheres s. Beitrag Hansen.)

Es erscheint also nicht mehr gerechtfertigt, den Verlauf des Sauerstoffverbrauchs bei und nach körperlicher Arbeit als Stütze der Hill-Meyerhofschen Theorie heranzuziehen. Auch den Versuchen, die auf eine Berechnung der M.S. aus dem Sauerstoffverbrauch nach Hill hinauslaufen — wonach der oxydativen Beseitigung von 1 g M.S. 142 cm³ O_2 entsprechen —, scheint die Grundlage entzogen. Dagegen behalten natürlich die Hillschen Beobachtungen am ganzen Menschen und die große Reihe von Versuchen anderer Autoren ihren Wert, nur die Deutung ändert sich.

Die Hillsche Grundvorstellung, daß es sich in der Erholungsphase um eine nachträgliche Energielieferung handelt, d. h. um ein „oxygen-debt", wurde durch die Untersuchungen von Gollwitzer-Meier und Simonson vorerst nicht berührt. Es war nur noch nicht mehr möglich, in der oxydativen M.S.-Beseitigung den der Auffüllung des „debt" zugrunde liegenden Vorgang zu sehen.

Aus neueren Untersuchungen, die Verfasser gemeinsam mit Hebestreit ausführte, an denen sich O. Niemzowa und E. Hansen beteiligten, und auf die auf S. 774 näher eingegangen wird, ergab sich aber, daß auch die Grundvorstellung von Hill nicht mehr in vollem Maße aufrecht gehalten werden kann. Es ließ sich nachweisen, daß der Wirkungsgrad einen sehr ausgesprochenen zeitlichen Gang aufweist, d. h. bei Ausführung der gleichen Arbeit mit der Arbeitsdauer ansteigt. Dies beruht darauf, daß bei kürzerer Arbeit das „debt", d. h. der Erholungsverbrauch, viel größer ist, als es nach Hill der Fall sein dürfte. Man kann diesen Vorgang nur derart erklären, daß im Anfang der Arbeit, wenn die O_2-Versorgung noch nicht optimal ist, die Stoffwechselvorgänge im arbeitenden Muskel anders verlaufen als bei optimaler O_2-Versorgung bei längerer Arbeitsdauer, und zwar derart, daß bei der ungenügenden O_2-Versorgung weit mehr chemische Zwischenstufen entstehen, die dann in der Erholung und bei Fortdauer der Arbeit herunterbrennen. Daß diese Zwischensubstanzen zum Teil während der Fortführung der Arbeit verbrennen, wurde dadurch wahrscheinlichgemacht, daß sich die Größe des Erholungsverbrauches häufig vermindern kann, wenn die gleiche Arbeit bis zum steady state fortgesetzt wird. Derartige Befunde, die in etwa der Hälfte der Fälle erhoben werden konnten, bilden einen schroffen Widerspruch zu der Hillschen Auffassung. Der wesentliche Unterschied liegt darin, daß es sich bei der Erhöhung des Umsatzes nicht allein um eine oxydative Restitution, d. h. um nachträgliche Energielieferung, handelt,

[1] Emden u. Jost: Hoppe-Seylers Z. **165**, 224 (1927).

sondern auch um das Herunterbrennen von Zwischenprodukten, die besonders im Anfang der Arbeit entstehen. Einen derartigen Vorgang kann man nur als Energieverlust, aber nicht als nachträgliche Energielieferung betrachten. Bei kurzer Arbeit dürfte wohl hinsichtlich des Gesamtsauerstoffverbrauchs der letztgenannte Vorgang überwiegen; bei längerer Arbeitsdauer wahrscheinlicher die nachträgliche Energielieferung im Sinne HILLS. Genauere quantitative Untersuchungen sind noch nicht erfolgt und in der Deutung auch schwierig. Daß bei körperlicher Arbeit in beträchtlicher Anzahl chemisch unvollkommene Oxydationsprodukte gebildet und zum Teil im Harn ausgeschieden werden, folgt aus den interessanten Versuchen von SCHENK[1]. SCHENK wies nach, daß der Harn nach schwerer körperlicher Arbeit einen weit höheren Verbrennungswert aufweist.

Es ist durchaus denkbar, daß die sich bei der Arbeit bildenden chemischen Zwischenprodukte ihrerseits den O_2-Verbrauch im positiven oder negativen Sinne beeinflussen. Hierfür sprechen einige Beobachtungen über den Verlauf des Sauerstoffverbrauchs nach beendeter Arbeit in Versuchen von HILL, LIEBENOW[2] und HEBESTREIT[3]. HEBESTREIT findet in einer Reihe von Versuchen beim Absinken des O_2-Verbrauchs in der Erholung ein zweites (niedrigeres) Maximum und schließt daraus, daß sich nach der Arbeit zwei oxydative Prozesse abspielen, von denen der zweite erst dann seinen Höhepunkt erreicht, wenn der erste abgeklungen ist. In diesem Zusammenhang seien auch die Beobachtungen von GOLLWITZER-MEIER und dem Verfasser[4] erwähnt, die in einem Teil ihrer Versuche an normalen und kranken Vpn. während der Erholung eine deutliche *Erniedrigung* des Umsatzes feststellen konnten, d. h. ein vorübergehendes Unterschreiten des Ruhe-O_2-Verbrauchs (vgl. Tab. 3). Auch HERBST (persönliche Mitteilung) und MARSH[5] wie BANSI[6] u. a. erhoben an anderer Arbeitsleistung ähnliche Befunde; es kann sich demnach nicht um Zufallsbefunde handeln. Wir sind daher wohl zu der Annahme berechtigt, daß die mit körperlicher Arbeit verbundenen Stoffumsetzungen zur Bildung von chemischen Zwischenstufen führen, die teils erhöhend, teils senkend auf den Calorienverbrauch einwirken. Die Frage nach der Natur dieser Zwischenprodukte ist allerdings noch offen. Jedenfalls ergibt sich, daß der O_2-Verbrauch bei und nach körperlicher Arbeit nicht einheitlich gedeutet werden kann, vielmehr stellt er eine Resultante verschiedener Vorgänge dar. Ob es sich aber in der Erholung um das Herunterbrennen von Zwischenprodukten, um die Auffüllung eines

Tabelle 3. Sauerstoffverbrauch pro Minute.

Name	Datum	Ruhe	Erholung, Minuten nach beendeter Arbeit												
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	15	
A. S. . .	21. V.	247	690	364	221	—	—	236	—	—	—	—	270	—	normal
K. S. . .	17. II.	228	693	465	297	—	—	223	—	—	—	—	228	—	,,
H. O. . .	8. V.	284	1087	401	340	—	—	274	—	—	—	—	297	—	,,
K. U. . .	29. III.	287	1151	573	436	—	—	260	—	—	—	—	—	—	,,
V. O. . .	6. II.	194	694	381	183	—	—	—	181	—	—	—	231	—	Hypertonie
H. U. . .	21. XII.	206	495	396	254	—	—	—	196	—	—	—	—	210	,,
Lu. . . .	21. I.	189	798	500	157	—	—	—	215	—	—	—	—	—	,,
Zw. . . .	21. II.	189	674	376	188	—	—	—	197	—	—	—	—	—	,,

[1] SCHENK: Arb.physiol. **2** (1930).
[2] LIEBENOW: Z. exper. Med. **59**, 49 (1928).
[3] HEBESTREIT: Pflügers Arch. **222**, 738 (1929).
[4] GOLLWITZER-MEIER u. SIMONSON: Zitiert auf S. 740.
[5] MARSH: J. Nutrit. **1**, 57 (1928). [6] BANSI: Dtschr. med. Wschr. **1929**, Nr. 9.

wirklichen „debt" im Hillschen Sinne oder um die Überwindung eines Reizzustandes handelt, immer bleibt die Geschwindigkeit des Absinkens des O_2-Verbrauchs in der Erholung ein wesentliches Merkmal der Funktionstüchtigkeit.

Es ist zu überlegen, ob die Berechnung des Energieverbrauchs bei der Arbeit in der üblichen Art nach Zuntz[1] aufrechterhalten werden kann, wenn es sich zum Teil um das Herunterbrennen von unbekannten Zwischenprodukten handelt. Man darf aber wohl annehmen, daß sich der kalorische Wert des O_2 bei Verbrennung dieser Substanzen nicht sehr von den Werten bei Verbrennungen von Nahrungsmitteln unterscheidet, die ja eine auffallend geringe Schwankungsbreite haben.

Nach schwerer körperlicher Arbeit beobachtete Hill, wie bereits erwähnt, daß der Sauerstoffverbrauch nicht mehr völlig zum Ruheniveau zurückkehrt, sondern für längere Zeit ca. 7% über dem Ruheniveau konstant blieb. Auch Herxheimer, Wissing und Wolf[2] finden nach schwerer körperlicher Arbeit eine langanhaltende und noch nach 24—48 Stunden nachweisbare Erhöhung des Ruheumsatzes. Hill nimmt hier eine genuine Ursache (Stoffwechselstimulierung) an. Möglicherweise besteht hier eine Beziehung zu dem von Liebenow[3] und von Hebestreit[4] beobachteten zweiten Maximum des Sauerstoffverbrauchs im Laufe der Erholung.

Erholung nach beendeter Arbeit.

Es ist das große Verdienst von Hill und seinen Mitarbeitern Long und Lupton[5], daß sie als erste den zeitlichen Verlauf des O_2-Verbrauchs, der CO_2-Ausscheidung und Ventilation während und nach der Arbeit näher berücksichtigten. Besonders wertvoll sind ihre Untersuchungen über die *Erholung nach körperlicher Arbeit.* Im Abfall des O_2-Verbrauchs nach beendeter Arbeit müssen wir, wie oben ausgeführt, den Ausdruck mehrerer für die körperliche Leistungsfähigkeit sehr wichtigen biologischen Funktionen erblicken.

Hill, Long und Lupton[6] untersuchten in kurzen und längeren Intervallen den Abfall des O_2-Verbrauchs nach beendeter Arbeit. Im folgenden seien einige der grundlegenden Versuche von Hill und seinen Mitarbeitern[5] in verkürzten Tabellen wiedergegeben.

Tabelle 4 zeigt den Abfall des O_2-Verbrauchs in den ersten Stadien der Erholung; es entspricht der Tabelle 4 die Abb. 265.

Bei mäßiger Arbeit ist die Erholung in wenigen Minuten beendet; um die späteren Stadien der Erholung zu unterziehen, ist eine vorhergehende große Arbeitsleistung, die zu einem hohen Sauerstoffdefizit führt, Vorbedingung.

Tabelle 5 bzw. Abb. 266 zeigt den Verlauf des O_2-Verbrauchs in den späteren Stadien der Erholung. Bei derartig schweren Anstrengungen beträgt der Erholungsrückstand 5—8 l, die in 80—120 Minuten abgedeckt werden.

Nach Hill und Lupton[6] entspricht der Verlauf der Erholung (Absinken des Sauerstoffverbrauchs) in den ersten Stadien einer Exponentialkurve, im weiteren Verlauf der Erholung tritt eine Verzögerung ein. Hill führt diese Erscheinung darauf zurück, daß zuerst die im Muskel angehäufte M.S. beseitigt wird, deren Verschwinden allein einer Exponentialfunktion entspricht; die ins Blut diffundierte M.S. muß zu ihrer Beseitigung wieder in den Muskel hineindiffundieren, und dieser Rückdiffusionsprozeß bedeutet eine beträchtliche Verzögerung

[1] Zuntz: Zitiert auf S. 738.
[2] Herxheimer, Wissing u. Wolf: Z. exper. Med. **52**, 447 (1926).
[3] Liebenow: Z. exper. Med. **59**, 49 (1928).
[4] Hebestreit: Zitiert auf S. 747.
[5] Hill, Long u. Lupton: Zitiert auf S. 740.
[6] Hill u. Lupton: Anat. journ. of med. **16**, 135 (1924).

Tabelle 4.

Versuchs-Nr.	Arbeitsleistung	Zeitmittel nach beendeter Arbeit O_2/min						
1.	Laufen 4,1 m/sec für 3′ 40″	Ruhe 251	16,7″ 2,226	51″ 960	1′26″ 637	2′ 6″ 477	3′ 49″ 413	11′ 36″ 272
			15′ 41″ 267	21′ 2″ 257	21′ 23″ 242	31′ 29″ 263		
2.	wie Versuch 1 für 3′ 30″	Ruhe 329	15″ 2,335	45″ 1,900	1′ 30″ 705	2′ 30″ 437	4′ 419	6′ 372	8′ 375
3.	mäßige Arbeit Laufen 3,3 m/sec für 23′	Ruhe 267	16′ 7″ 1,930	49′ 8″ 860	1′ 23″ 558	2′ 11″ 377	3′ 46″ 345	6′ 52″ 315
			16′ 56″ 320	25′ 9″ 318	29′ 13″ 321	38′ 52″ 295	44′ 55″ 262	57′ 6″ 291
4.	Laufen 4,3 m/sec für 4′ 17″	Ruhe 262	17″ 3,025	52″ 1,810	86″ 1,120	2′ 13″ 821	3′ 48″ 574	5′ 51″ 464
			8′ 27″ 434	12′ 26″ 366	16′ 13″ 347	20′ 46″ 357	25′ 49″ 312	30′ 58″ 298
			35′ 56″ 291	40′ 59″ 272				

der Restitution. Nach Hill und Lupton wird die im Muskel angehäufte M.S. mit einer Geschwindigkeit von 15 g/min beseitigt, die ins Blut diffundierte dagegen mit einer Geschwindigkeit von 0,045 g/min. Hill trennt demnach die Erholung nach beendeter Arbeit in 2 Phasen: das primäre Stadium, welches der

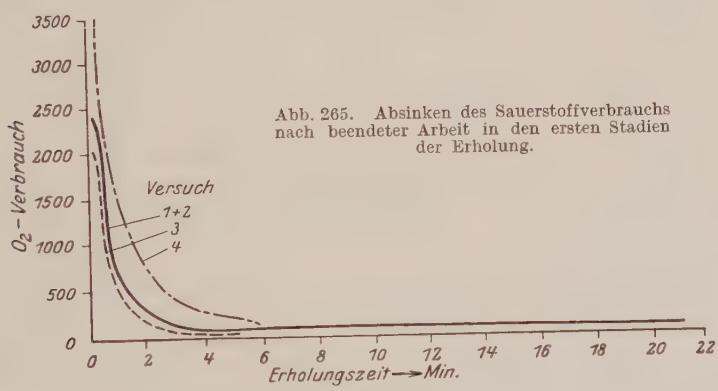


Abb. 265. Absinken des Sauerstoffverbrauchs nach beendeter Arbeit in den ersten Stadien der Erholung.

Rückbildung der im Muskel befindlichen M.S. und das sekundäre, das der Beseitigung der ins Blut und andere Organe diffundierten M.S. nach ihrer Rückdiffusion in die Muskulatur entspricht.

Wie im vorhergehenden ausgeführt wurde, kann man jedoch nicht die M.S.-Beseitigung mit dem Verlauf der Oxydationen in Einklang bringen. Für die Abweichung des Verlaufs des O_2-Verbrauchs von der Exponentialkurve in den späteren Erholungsstadien müssen daher andere Gründe maßgebend sein als die verlangsamte Beseitigung der M.S. Nach den Versuchen von Hebestreit[1]

[1] Hebestreit: Zitiert auf S. 747.

Tabelle 5.

Versuchs-Nr.	Versuchs-Person	Oxygen-debt	Zeitmittel nach beendeter Arbeit O_2/min						
1.	H. L.	5 L.	Ruhe	5,0′	15,1′	27,5′	42,7′	57,7′	72,8′
			200	555	288	263	215	211	206
				88′	108,3′	118,4′	148,8′	194′	
				205	199	204	207	208	
2.	T. A. C.	6 L.	Ruhe	5,3′	16,6′	27,8′	39,3′	50,7′	71,8′
			200	562	312	264	256	242	222
				82,2′	92,2′	113,9′	134,6′	145,0′	
				244	219	222	223	217	
3.	T. A. C.	6,2 L.	Ruhe	5,1′	17,9′	33,1′	48,3′	63′	78′
			205	626	309	263	249	234	229
				93′	118′	133′	148′	209′	
				222	230	217	229	230	
4.	H. L.	5 L.	Ruhe	5,1′	15,7′	26,2′	36,4′	46,5′	67,1′
			191	536	284	249	227	222	211
				87,5′	107,8′	128,3′	138,5′		
				208	206	218	218		
5.	C. N. H. C.	8,4 L.	8,4′	23,6′	36,1′	47′	57,1′	77,3′	87,3′
			657	380	333	328	295	298	305
				98,4′	120,4′	132,6			
				280	274	291			

treten sekundäre oxydative Reaktionen im weiteren Verlauf der Erholung ein, deren Funktion wohl kaum in der Wiederaufladung der Energiespeicher zu

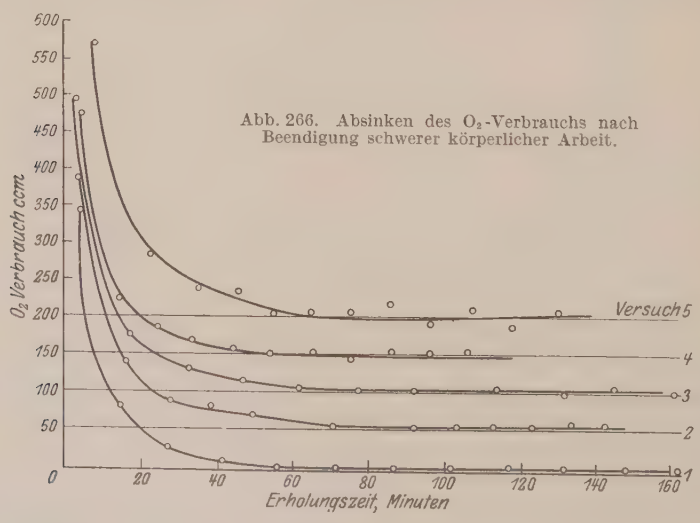


Abb. 266. Absinken des O_2-Verbrauchs nach Beendigung schwerer körperlicher Arbeit.

suchen ist. Es ist möglich, daß derartige sekundäre oxydative Reaktionen bisweilen zu einem ausgesprochenen zweiten Maximum führen, bisweilen auch nur sich im verlangsamten Abfall des O_2-Verbrauchs ausdrücken.

Methoden zur Bestimmung und Darstellung des Erholungsvermögens; Einzelheiten des Verlaufs des O_2-Verbrauchs nach beendeter Arbeit.

SIMONSON[1] arbeitete Methoden aus, um die für viele Fragen wichtige Geschwindigkeit der Erholung in einfacher Weise festzustellen. Die von HILL verwandte Methode der Anstellung einer großen Reihe von Respirationsversuchen ist praktisch kaum durchführbar, da die Analyse derart großer Versuchsreihen das Zusammenarbeiten mehrerer geschulter Kräfte und die Mittel großer Institute erfordert.

Nach Anstellung des Ruheversuchs wird Verbrauch und Erholung bei einer kleinen Standardarbeit (10—12maliges Heben eines 12,5 kg schweren Gewichts) in einem insgesamt 10 Minuten dauernden Respirationsversuch gemessen (Hauptperiode). Sofort im Anschluß wird ein weiterer Respirationsversuch zur Ermittlung des in den ersten 10 Minuten noch nicht beseitigten Erholungsrückstandes angestellt (Nachperiode). Der nach 10 Minuten noch vorhandene Erholungsrückstand wird in Beziehung gesetzt zu dem Arbeitsverbrauch während der Arbeitsperiode selbst und den ersten 10 Erholungsminuten (Hauptperiode). Je größer die Geschwindigkeit der Erholung ist, um so mehr wächst der Anteil des in der Hauptperiode verbrauchten O_2 gegenüber dem Anteil der Nachperiode. Der Erholungsrückstand wird in Calorien berechnet (= spezifische Arbeitscalorien) und der Quotient:

$$\frac{\text{spezifische Arbeitscalorien der Hauptperiode}}{\text{spezifische Arbeitscalorien der Nachperiode}} = \text{Restitutionskoeffizient (Rc)}$$

bildet einen Anhaltspunkt für die Geschwindigkeit der Erholung. Bei dem durchschnittlichen Wert der spezifischen Arbeitscalorien von 3000—4000 gelten Werte von > 10—9 noch als normal. Die Höhe des Restitutionskoeffizienten ist hierbei abhängig von der gewählten Arbeitsgröße und Versuchsdauer. Durch Verkürzung der Versuchszeit und Vergrößerung der Arbeitsleistung wird der Restitutionskoeffizient kleiner, der Grad des Absinkens des Restitutionskoeffizienten bietet einen Anhaltspunkt für das individuell verschieden starke Erholungsvermögen.

Das derart ermittelte Erholungsvermögen der untersuchten 3 Vpn. ist in Abb. 267 ersichtlich; es bestehen demnach bei an sich gesunden Vpn. deutliche Verschiedenheiten des Erholungsvermögens.

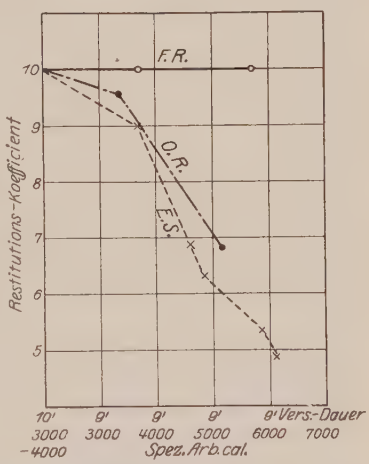


Abb. 267.
(Erklärung im Text.)

Diese angenäherte Methode zur Bestimmung des Erholungsvermögens bewährte sich bei der Untersuchung der Beeinflussung des Restitutionsvermögens durch verschiedene Faktoren; jedoch handelte es sich um gröbere Einwirkungen (Stehen, chronische Schwefelvergiftung), und es bestand das Bedürfnis nach einer Methode auch zur Erfassung kleinerer Abweichungen.

Vor allem war bei der beschriebenen Methode das Erholungsvermögen als eine Funktion der Zeit *und* der Größe des Arbeitsumsatzes ausgedrückt (als „Vollkommenheit" der Restitution), während das Restitutionsvermögen als Intensitätsbegriff lediglich eine Funktion der Zeit darstellen sollte. Praktisch hatte die beschriebene Methode (Restitutionskoeffizient) den Nachteil, daß zur Ermittlung des individuellen Erholungsvermögens (s. Abb. 267) mindestens 3 Arbeitsversuche mit verschieden großer Arbeitsleistung angestellt werden mußten, bei Darstellung des Erholungsvermögens lediglich als Funktion der Zeit ist dagegen nur ein Arbeitsversuch notwendig.

Es wurde daher eine andere Methode der Bestimmung des Erholungsvermögens ausgearbeitet, die auf dem exponentialen Verlauf der Erholung beruht. Bezeichnet Cal A den Erholungsrückstand (in Cal ausgedrückt) zu Beginn der Erholung, Cal t den zur Zeit t noch bestehenden Erholungsrückstand, so ist

$$\text{Cal A} = \text{Cal t} \cdot e^{Rk \cdot t}.$$

[1] SIMONSON: Pflügers Arch. **214**, 403 (1926); **215**, 716 (1927).

Der Ablauf der Restitution ist von der Konstanten Rk abhängig; in der *Restitutionskonstanten Rk* haben wir daher den Ausdruck des Erholungsvermögens zu sehen. Auflösung der Gleichung nach Rk gibt die in ihrer Anwendung sehr einfache Formel:

$$Rk = \frac{1}{t} \ln \frac{Cal\,A}{Cal\,t}.$$

Als Standardarbeitsleistung diente das 30malige Heben eines 12,5 kg schweren Gewichtes; nach Beendigung derselben wird ein Respirationsversuch von 3 Minuten (t) und anschließend daran ein solcher von 6 Minuten Dauer abgenommen. Cal A entspricht dann dem Erholungssauerstoff beider Versuche, Cal t dem Erholungssauerstoff allein des zweiten.

Tabelle 6.

Versuchsperson	Datum 1926	Cal A	Cal t	Rk
E. S. ä	21. VI.	5513	1628	0,4069
	18. VI.	5295	1623	0,3942
	24. VI.	4835	1376	0,4189
O. R.	19. VI.	7449	1578	0,5173
	23. VI.	5352	1182	0,5034
	29. VI.	4872	1092	0,4985
F. R.	14. VI.	5079	546	0,6350
	23. VI.	4098	456	0,7319
	5. VII.	3522	516	0,6402

(Entnommen Pflügers Arch. **215**, 723, Tabelle 2.)

Die an 3 Vpn. erhaltenen Werte sind in Tabelle 6 wiedergegeben, die Werte der Rk sind bei den gleichen Vpn. konstant, bei den verschiedenen Vpn. als Ausdruck verschiedener konstitutioneller Veranlagung verschieden. Die Kenntnis dieser Verschiedenheiten ist darum praktisch von Interesse, weil durch sie die Geschwindigkeit der Ermüdung bei Ausführung einer Arbeit und die Geschwindigkeit der Erholung nach beendeter Arbeit gekennzeichnet ist.

Tabelle 7.

Versuchsperson	Datum 1926	Cal A	Cal t	Rk	Durchschn. Rk. bei großer Arbeitsleistung (30 Hebungen)
O. R.	20. VI.	3522	396	0.73	0.50
E. S.	9. VI.	3765	366	0.78	0.40
F. R.	17. VI.	3126	(100)	1.13	0.63—0.73

(Entnommen Pflügers Arch. **215**, 723, Tabelle 6.)

Die Größe des Erholungsrückstandes (Cal A) ist nach Tab. 7 ohne Einfluß auf die Höhe der Rk; jedoch ist bei kleinerer gleichartiger Arbeitsleistung (15maliges Heben des gleichen Gewichts, Versuchsdauer 1 Minute) die Restitutionskonstante wesentlich höher (s. Tabelle). Hieraus folgt, daß für die Erholungsgeschwindigkeit vor allem die zeitliche Ausdehnung der Arbeit maßgebend ist. Nach Versuchen von Hebestreit und dem Verfasser (Versuche bisher unveröffentlicht) bei verschiedener Belastung und gleicher Arbeitsdauer ergeben sich trotz der recht verschiedenen Arbeitsgrößen und verschieden hohen Erholungsrückstandes keine wesentlichen Unterschiede in der Erholungsgeschwindigkeit. (Riesser — persönliche Mitteilung — erhielt allerdings eine größere Abhängigkeit zwischen der Höhe der Rk und der Höhe des Erholungsrückstandes.) Es

wurde bereits darauf hingewiesen, daß nach den Untersuchungen von HILL, LONG und LUPTON[1] der Abfall des O_2-Verbrauchs nach beendeter Arbeit in Form einer Exponentialkurve verläuft. Diese Angabe von HILL kann nur in den Grundzügen richtig sein. HILL trägt bei der Konstruktion seiner Kurven die Stoffwechselerhöhung pro Zeiteinheit als Stab auf (Zeit als Abszisse; Stoffwechselerhöhung = O_2-Verbrauch als Ordinate; s. Abb. 268); auf diese Weise resultiert eine Treppenlinie. Um hieraus das Absinken des O_2-Verbrauchs als laufende Kurve zu erhalten, verbindet HILL die Mittelpunkte der einzelnen Treppenstufen miteinander (strichpunktiert in Abb. 268). Naturgemäß führt eine derartige Darstellung nicht zu einer mathematisch richtigen Kurve, da eine Exponentialkurve nicht durch die Mittelpunkte der einzelnen Treppenstufen gehen würde. Ein besonderer Nachteil ist es, wie HEBESTREIT[2] hervorhebt, daß der Anfangspunkt, d. h. die Höhe des O_2-Verbrauchs zu Beginn der Erholung, nie genau zu erhalten ist.

Das von SIMONSON[3] ausgearbeitete Verfahren nimmt als Ausgangsordinate zu Beginn der Erholung, d. h. zur Zeit $t = 0$, die Höhe des gesamten in der Erholung aufgenommenen Sauerstoffs über dem Ruheniveau (Erholungsrückstand). Die weiteren Ordinaten entsprechen den nach den betreffenden Zeitabschnitten noch restierenden Erholungsrückständen, die sich aus dem gesamten Erholungsrückstand vermindert um den bis zu dem betreffenden

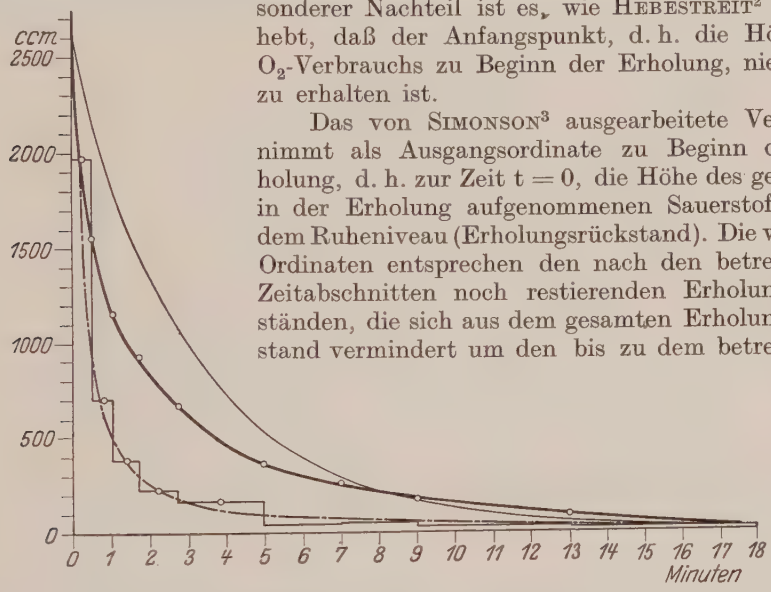


Abb. 268. Darstellung der Erholungsperiode nach HILL (–·–·–) und nach SIMONSON (———) bei üblicher Koordinateneinteilung. (Aus HEBESTREIT.)

Zeitpunkt verbrauchten Sauerstoff ergeben. Bei dieser Art der Darstellung (Abb. 268, stark ausgezogene Kurve) wird eine mathematisch richtige und fortlaufende Kurve erhalten. Die Schwankungen des O_2-Verbrauchs, besonders in den späteren Stadien der Erholung, kommen hier allerdings nicht so gut zum Ausdruck wie bei der „Verbrauchskurve" nach HILL, weil sie sich nur in einer Verflachung der Rückstandskurve ausdrücken. HEBESTREIT[2] stellte eine mathematische Analyse der Zusammenhänge zwischen der Verbrauchskurve nach HILL und der Rückstandskurve nach SIMONSON[3] an. Er fand, daß beide Kurven einander parallel verlaufen, nur daß die Rückstandskurve von einem anderen Ausgangspunkt ausgeht, der um $\frac{1}{Rk}$ ($Rk < 1$) größer ist als der der Verbrauchskurve, wobei Rk die nach SIMONSON[3] ermittelte Restitutionskonstante darstellt. Ist also die eine Kurve eine fallende Exponentialfunktion, so ist es auch die andere. Wenn jedoch ein anderer Vorgang als eine e-Funktion der Kurve zugrunde liegt, so stimmt der Charakter der beiden Kurven bei einer Abweichung nicht mehr überein.

[1] HILL, LONG u. LUPTON: Zitiert auf S. 740. [2] HEBESTREIT: Zitiert auf S. 747.
[3] SIMONSON: Zitiert auf S. 751.

In Abb. 268 (der Arbeit von Hebestreit[1] entnommen) bezeichnet die schwach ausgezogene Linie den Verlauf einer reinen Exponentialkurve. Man sieht, daß die Sauerstoffkurven in gesetzmäßiger Weise von der Exponentialfunktion abweichen; der O_2-Verbrauch fällt zuerst rascher, später langsamer ab, als es der reinen e-Funktion entspricht.

Deutlicher wird die Abweichung bei der Darstellung der Kurven auf Logarithmenpapier, wobei der logarithmische Maßstab der Höhe des Erholungsrückstandes zugrunde gelegt wird. Eine reine e-Funktion ergibt hier bekanntlich eine gerade Linie, deren Neigung der Abfallsgeschwindigkeit, in unserem Falle der Erholungsgeschwindigkeit = Höhe der Rk, entspricht. Hebestreit[1] findet nun (vgl. die stark ausgezogene Linie in Abb. 269), daß bei logarithmischer Darstellung die Abnahme des Erholungsrückstandes (= Erholungsgeschwindigkeit)

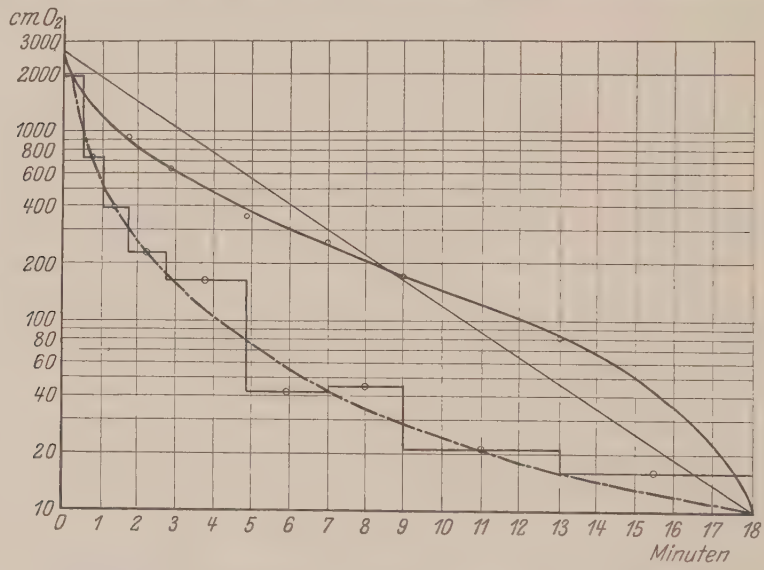


Abb. 269. Darstellung der Erholungsperiode nach Hill (– • – • –) und nach Simonson (———) bei logarithmischen Ordinaten. (Aus Hebestreit, Pflügers Archiv Bd. 222.)

eine Sförmig gekrümmte Linie ergibt; hieraus ist sehr deutlich die Abweichung im Sinne einer schnelleren Erholung im Anfang und im Sinne einer verlangsamten Erholung in den letzten Erholungsminuten im Vergleich zu der reinen Exponentialkurve ersichtlich. Den in Abb. 268 und 269 dargestellten Kurven ist ein Versuch von Hill, Long und Lupton[2] zugrunde gelegt.

Hebestreit[1] untersuchte weiter an einem größeren Material bei der Arbeit des Kniebeugens, die 1 Minute hindurch im Rhythmus von 2 Sekunden ausgeführt wurden, den Abfall des O_2-Verbrauchs, der Kohlensäureausscheidung und der Ventilation.

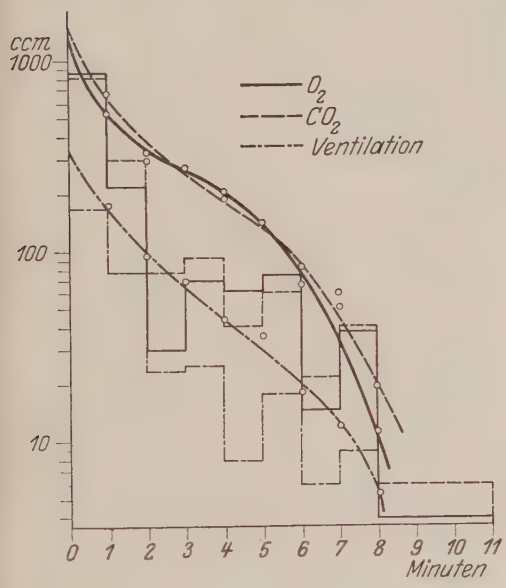
Abb. 270a zeigt als Mittelwertkurve das Ergebnis dieser Versuche bei logarithmischer Darstellung. Man sieht auch bei diesem Arbeitstyp die Sförmige Abweichung — stark ausgezogen gezeichnet.

Die Erholungsgeschwindigkeit bezeichnen wir als Rk nach Simonson. Da die Neigung der Sekante vom Anfangspunkt durch den jeweilig betrachteten Kurvenpunkt bei logarithmischer Darstellung die Höhe der Rk ausdrückt, so

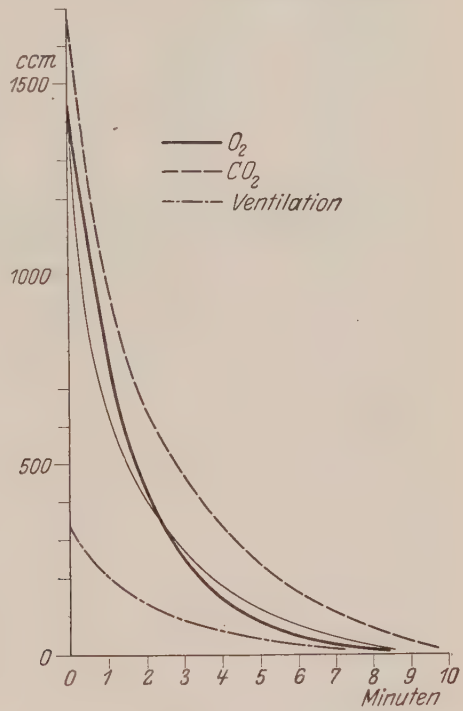
[1] Hebestreit: Zitiert auf S. 747.
[2] Hill, Long u. Lupton: Zitiert auf S. 740.

wäre folgender Gang der Rk vorhanden: Am Beginn der Erholung ist die Rk ($=Rk_0$) am höchsten. Sie verringert sich dann und durchschneidet dabei die schwach ausgezogene Linie, die der reinen e-Funktion entspricht, etwa am Ende der 3. Erholungsminute (Rk_3; Abb. 270 u. 271), falls die Gesamterholung in etwa 10 Minuten beendet ist. Die Verringerung der Rk setzt sich bis zur 7. Erholungsminute fort (Rk_7) und erreicht demnach hier das Minimum. Sodann wächst sie und nähert sich dem Endwert (Rk_{Ruhe}), der etwa mit dem Wert von Rk_3 zusammenfällt.

Die Rk_0, die die Tangente an die Kurve zur Zeit $t = 0$ darstellt, gibt an, mit welcher maximalen Geschwindigkeit sich der Erholungsrückstand verringern



a



b

Abb. 270 a und b. Mittelkurve über den gesamten Verlauf der Erholung, gewonnen aus 13 Versuchen. a auf Logarithmenpapier, b auf gewöhnlichem Koordinatenpapier. (Aus HEBESTREIT.)

kann. Dieses Maß wäre zur Beurteilung körperlicher Leistungsfähigkeit sehr wichtig und theoretisch sehr verlockend, aber HEBESTREIT[1] zeigte, daß die Rk_0 verhältnismäßig großen Schwankungen unterliegt.

Der Verlauf der Erholung zeigt, daß die maximal mögliche Verringerung des Erholungsrückstandes nur für sehr kurze Zeit innegehalten wird; es tritt sehr bald eine Verflachung der Kurve ein. HILL führte das zum Teil auf das schnelle Absinken der Herztätigkeit zurück, wodurch keine so große Menge O_2 mehr aufgenommen werden könne, zum Teil darauf, daß die oxydative Beseitigung der M.S. durch Diffusionsprozesse verlangsamt wurde. Nach den oben besprochenen Untersuchungen von GOLLWITZER-MEIER und dem Verfasser[2] kann die letzte Erklärungsmöglichkeit nicht zutreffen. Für den Gesamtverlauf der Erholung ist die Bestimmung der Rk_{Ruhe} naturgemäß am maßgeblichsten. Die Rk-Ruhe bezeichnet die Neigung der Verbindungslinie des Anfangs- und Endpunktes der Kurve. HEBESTREIT[1] wies nach, daß die Schwankungen hier am geringsten sind; so findet er trotz großer Schwankungen der Rk_0 für Rk_{Ruhe}

[1] HEBESTREIT: Zitiert auf S. 747. [2] GOLLWITZER-MEIER u. SIMONSON: Zitiert auf S. 740.

bei den einzelnen Vpn. sehr konstante Werte. Folgende Tabelle, aus der Arbeit von HEBESTREIT[1] gekürzt entnommen, zeigt an einigen Vpn. die ziemlich gute Konstanz der Rk-Ruhe:

Tabelle 8.

Vp.	Datum	Rk 0	Rk 3	Rk Ruhe
O.	6. VI.	1,15	0,64	0,48
O.	12. VI.	0,45	0,43	0,50
O.	25. VI.	0,90	0,54	0,48
Ho.	2. VI.	1,25	0,52	0,60
Ho.	23. VI.	1,00	0,56	0,59
F.	31. V.	1,10	0,60	0,44
F.	14. VI.	0,88	0,52	0,55

Praktisch kommt jedoch die Bestimmung der Rk-Ruhe deshalb kaum in Frage, weil hierzu eine sehr häufige Unterteilung des Respirationsversuchs und eine entsprechend hohe Zahl von Gasanalysen notwendig ist. Man wird daher als bestes praktisch mögliches Maß zur Kennzeichnung der Erholungsgeschwindigkeit diejenige Rk wählen, die der Rk-Ruhe am nächsten kommt; dies ist, wie oben ausgeführt, die Rk_3.

Nach HEBESTREIT[1] gehen die Unterschiede zwischen Rk_3 und Rk_{Ruhe} zwar bis $\pm$ 0,2, sind aber meist bedeutend geringer. Nach der Methode der kleinsten Quadrate ist der mittlere Fehler 0,06 und der wahrscheinliche Fehler 0,04. Für keine andere Zeit (Rk) liegen die Abweichungen so günstig. Da nach SIMONSON[2] die Fehlergrenze bei Bestimmung der Rk_3 bei einer Höhe von 0,4 $\pm$ 0,03 ist und bei einer Höhe von Rk 0,9 bis $\pm$ 0,12 abnimmt, kann man diese Abweichung von der Rk-Ruhe vernachlässigen.

HEBESTREIT[1] untersuchte auch, nach welchen Gesetzmäßigkeiten die CO_2-Ausscheidung und die Ventilation absinken (vgl. Abb. 270 u. 271). Er findet, daß die Rückstandskurven für Kohlensäureausscheidung und Mehrventilation im Prinzip zwar der Sauerstoffkurve ähneln, aber daß bei ihnen die Sförmige Krümmung nur angedeutet ist. Die erste Biegung fehlt ganz, so daß man annähernd den Verlauf als gerade Linie beschreiben kann, die sich gegen Ende der Erholung nach unten umbiegt (s. Abb. 271). Die Rückstandskurven für CO_2-Ausscheidung und Mehrventilation sind daher im Hauptverlauf fast genau exponential und einander fast parallel (es tritt eine geringe Annäherung beider Kurven im Verlauf der Erholung ein).

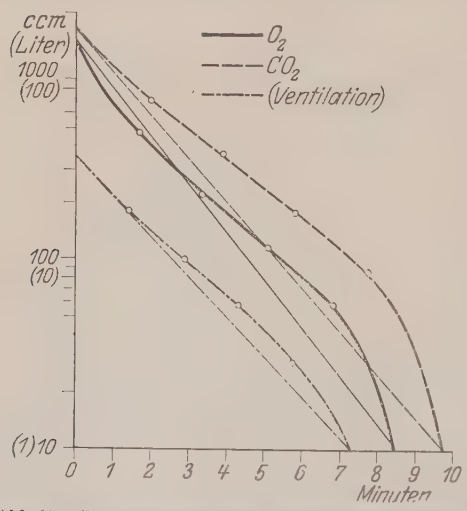


Abb. 271. Rückstandskurve und Verbrauchstreppe für O_2-Verbrauch (———), CO_2-Ausscheidung (– – – –) und Ventilation (– · – · –) des Versuches. (Aus HEBESTREIT.)

Es ist interessant und eigenartig, daß nach beendeter Arbeit die CO_2-Ausscheidung und Ventilation nach dem chemisch-physikalischen Konzentrationsabfallgesetz absinken, während der O_2-Verbrauch dies nur in viel geringerem Maße tut. Ein maßgeblicher Faktor muß hierbei das Verhältnis der Kreislaufsteigerung zur Erhöhung der Ventilation sein. Dies geht auch daraus hervor, daß in pathologischen Fällen, in denen diese normale Beziehung gestört ist (z. B. bei Emphysem, Vitium), nach gemeinsamen Untersuchungen von GOLLWITZER-MEIER und dem Verfasser[3], der Verlauf auch des O_2-Verbrauchs weit eher mit einer Exponentialkurve übereinstimmt und der CO_2-Ausscheidung und Ventilation parallel verläuft (Versuche bisher unveröffentlicht).

[1] HEBESTREIT: Zitiert auf S. 747. [2] SIMONSON: Zitiert auf S. 751.
[3] GOLLWITZER-MEIER u. SIMONSON: Z. exper. Med. **1930**.

Das normale annähernde Parallelgehen zwischen der CO_2- und der Ventilationskurve ist insofern leicht erklärlich, als die gegenseitige Abhängigkeit zwischen CO_2 und Ventilation viel größer ist als etwa zwischen O_2-Verbrauch und Ventilation. Die Abweichung der O_2-Verbrauchskurve gegenüber der Ventilation muß durch Konzentrationsänderungen des O_2 in der Exspirationsluft bedingt sein, worauf auf S. 802 näher eingegangen wird.

Für die Beurteilung des Verlaufs des O_2-Verbrauchs ist es sehr wichtig, ob die beschriebenen Gesetzmäßigkeiten nur für den speziell untersuchten Arbeitstyp gelten oder auf den Gesamtbegriff „Arbeit" übertragen werden können. Besonders von Interesse sind die Fälle, in denen die Restitution gegenüber dem untersuchten Arbeitstyp des Kniebeugens verlangsamt ist; dies ist möglich bei anderen Arbeitstypen und beim gleichen Arbeitstyp bei pathologisch verzögerter Restitution. Daß der O_2-Verbrauch in der Erholung beim Laufen ähnlich ver-

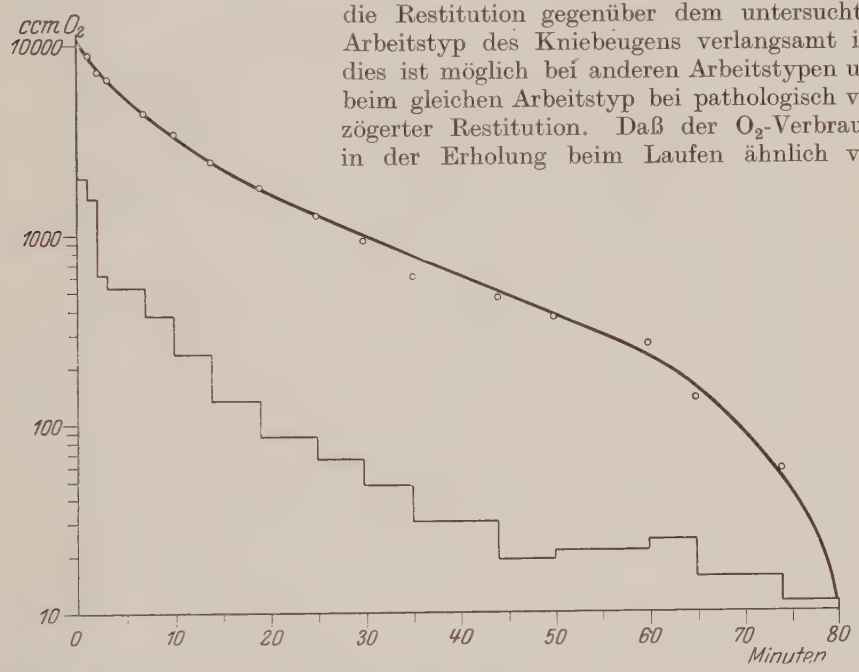


Abb. 272. Erholungskurve nach einem Versuch von LIEBENOW (Vp. K. II.). Bei dieser Abbildung ist die Koordinatenrelation geändert, so daß die Neigung nicht direkt mit den anderen Abbildungen zu vergleichen ist. (Aus HEBESTREIT.)

läuft wie beim Kniebeugen, wurde bereits erwähnt. HEBESTREIT[1] wählte als weiteren Arbeitstyp, bei dem normalerweise der O_2-Verbrauch langsamer absinkt als beim Kniebeugen, den horizontalen Zug. Auch hier findet HEBESTREIT[2] den charakteristischen Sförmigen Verlauf bei logarithmischer Darstellung; desgleichen in einigen Fällen bei pathologisch verzögerter Restitution[2] wie in Versuchen von LIEBENOW nach erschöpfender Muskelarbeit beim Herab- und Hinauflaufen einer Treppe. Trotz der sich lang hinziehenden Erholung (80 Minuten) zeigt auch hier die O_2-Rückstandskurve eine Sförmige Krümmung und einen Verlauf, der einer e-Funktion sehr angenähert ist (Abb. 272).

Aus diesen drei Versuchsergebnissen von HEBESTREIT[2] folgt, daß „der Verlauf der Erholung bei allen Arten körperlicher Arbeit eine gleiche charakteristische

[1] HEBESTREIT: Zitiert auf S. 747.

[2] Nach Versuchen von GOLLWITZER-MEIER und SIMONSON weist die O_2-Rückstandskurve bei Basedow, Diabetes, Gripperekonvaleszenz, also vorwiegend peripheren Stoffwechselstörungen, bei verzögerter Restitution den normalen charakteristischen Gang auf.

Abweichung von der bestimmenden Exponentialfunktion hat. *Nur* die *Schnelligkeit* der Erholung ist von der Art und der Schwere der Arbeit abhängig".

Es ergibt sich aus den besprochenen Versuchsergebnissen, daß der Grad und der Verlauf der Sförmigen Abweichung des O_2-Verbrauchs von der zugrunde liegenden e-Funktion verhältnismäßig starken Schwankungen unterworfen ist (vgl. Tab. 8). Als Mittelwert ergibt sich ein normaler Gang der Rk, wie er in Abb. 270 dargestellt und auf S. 755 beschrieben wurde.

Es wurde auch darauf hingewiesen, daß der Gang der Rk auf den Beziehungen zwischen Kreislauf- und Ventilationssteigerung beruhen müsse. Da die Bestimmung der Erholungsgeschwindigkeit zur Beurteilung der körperlichen Leistungsfähigkeit besonders bei pathologischen Fällen günstige Aussichten bietet (vgl. Beitrag „Arbeitsphysiologie"), so liegt es nahe, als weiteres Kriterium

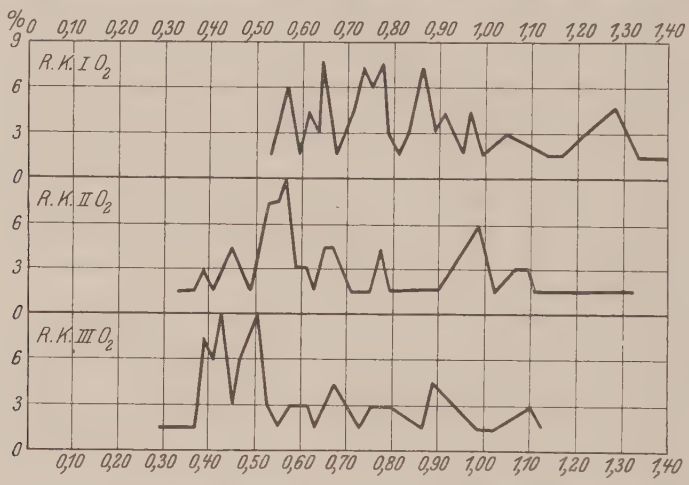


Abb. 273. Häufigkeitsverteilung der Rk I, Rk II und Rk III (siehe Text).

auch den Gang der Rk im Laufe der Erholung heranzuziehen, um evtl. hieraus auf eine Störung im Verhalten des Kreislauffaktors schließen zu können. Es wäre also nicht allein die Rk_3 zu bestimmen, sondern auch die Rk am Ende der ersten (Rk_1) und zweiten (Rk_2) Erholungsminute.

Die Höhe der Rk gibt, wie oben ausgeführt, die Krümmung und Neigung der Kurve in dem betrachteten Zeitpunkt an. Durch Angabe mehrerer Rk ist der Verlauf der Kurve ziemlich gut definiert; es wird hier der Verlauf einer hypothetischen Kurve durch Zusammensetzen von Exponentialbögen erhalten. Im Prinzip erinnert das Verfahren an die Näherungsformel von Lagrange, bei welcher der Verlauf einer Kurve durch Aneinandersetzen von Parabelbögen bestimmt wird. Die Berechnung der Rk zu verschiedenen Zeitpunkten stellt demnach ein einfaches Mittel zur Kennzeichnung des Kurvenverlaufs dar und erspart die umständlichere graphische Darstellung.

Die von Hebestreit[1] hervorgehobenen Schwankungen der Rk_1 bilden eine Einschränkung der Verwendbarkeit des Ganges der Rk zur Beurteilung des körperlichen Zustandes. Um zu untersuchen, in welchen praktischen Grenzen — wenn überhaupt — der Gang der Rk als allgemeingültige Funktionsprüfung verwendbar ist, stellte Verfasser Häufigkeitskurven auf, wie sie in Abb. 273 dargestellt sind.

Die Häufigkeitskurven wurden derart gewonnen, daß als Abszisse die Höhe der Rk und als Ordinate die Anzahl der Fälle für jede Höhe der Rk (in Abständen von 0,02) gewählt wurden. Die Anzahl der Fälle als Ordinate ist dabei auf 100 bezogen. Das Material umfaßt

[1] Hebestreit: Zitiert auf S. 747.

78 Versuche an 45 Vpn. Die einzelnen Ordinatenpunkte werden verbunden; die Größe des von dieser Verbindungslinie und der Basislinie umschlossenen Areals kennzeichnet die Häufigkeit der Fälle bei der jeweiligen Rk. Die gestrichelte Linie stellt die untere normale Grenze dar, auf deren Bestimmung es hauptächlich ankommt. Die wenigen Streuwerte unterhalb der gestrichelten Linie stammen von 2 Vpn., die gerade wegen ihres schlechten Allgemeinzustandes zur Untersuchung gelangten und deren Werte für die *normale* untere Grenze nicht maßgeblich sein können.

Es ergibt sich nun sowohl aus dem Verhalten der unteren Normalgrenze wie des größten Häufigkeitsareals in den übereinander gezeichneten Rk_1, Rk_2 und Rk_3, daß der im vorhergehenden beschriebene Gang der Rk ($Rk_1 > Rk_2 > Rk_3$) die Regel bei normalen Fällen darstellt. Allerdings kommen — nach den Untersuchungen von Hebestreit — auch Ausnahmen vor, man wird deshalb ein Abweichen vom normalen Gang der Rk für *den einzelnen Fall* nicht übermäßig bewerten dürfen. Aber zweifellos ist die Untersuchung des Ganges der Rk bei Gruppenuntersuchungen z. B. zur Kennzeichnung bestimmter Krankheitszustände genügend fundiert und aussichtsreich. Wenn z. B. bei Herzkranken der normale Gang der Rk ($Rk_1 > Rk_2 > Rk_3$) die Ausnahme und ein anderes Verhalten die Regel ist, so kann man dies zweifellos auf den Einfluß des Kreislauffaktors zurückführen und hieraus auch gewisse Rückschlüsse über die zugrunde liegenden pathologischen Vorgänge ziehen.

So fanden Gollwitzer-Meier und Verfasser[1] in bisher unveröffentlichten Versuchen, daß bei Herzkranken fast stets $Rk_1 = Rk_2 = Rk_3$ war, d. h. daß bei Herzkranken der Abfall des O_2-Verbrauchs in Form einer fast reinen Exponentialkurve und dem Absinken der CO_2-Ausscheidung und der Ventilation parallel verläuft. Da die Werte der Rk (Rk_3 als Grundwerte) von Herzkranken deutlich unterhalb der unteren Normalgrenze liegen, so fallen die Rk-Werte der Herzkranken um so mehr aus dem normalen Bereich, zu einem je früheren Erholungsmoment die Rk bestimmt wird, am meisten also bei Rk_1. Dies wird damit erklärt, daß zweifellos die Anforderungen an den Kreislauf im Anfang der Erholung besonders hoch sind. Der O_2-Bedarf hat hier noch fast die gleiche Höhe wie bei der Arbeitsleistung selbst; dagegen fällt die rückflußfördernde Wirkung der Muskelbewegung fort. Das Herz muß den Anforderungen mittels peripherer Rückflußregulierung und vor allem mittels der eigenen Reservekräfte auf Grund zentraler Impulse nachkommen. Offenbar ist dazu das Herz bei Kreislaufinsuffizienz und bei Emphysem, welches sich ja in einer Überlastung und Insuffizienz des rechten Herzens äußert, nicht imstande. Bei kompensierter Hypertonie finden Gollwitzer-Meier und Verfasser[1] dagegen, daß die Rk-Werte meist im normalen Häufigkeitsbereich liegen, d. h. bei mäßigen Arbeitsleistungen (30 Kniebeugen in 1 Minute) ist der Zirkulationsapparat der Hypertoniker den Anforderungen noch durchaus gewachsen.

Die Versuche wurden auch auf das Verhalten der Rk bei Gripperekonvaleszenz, Basedow und Diabetes ausgedehnt. Bezüglich der Rekonvaleszenz sei auf Abb. 226, S. 572 verwiesen. Bei den peripheren Stoffwechselerkrankungen war zwar die Rk absolut vermindert, aber der normale Gang $Rk_1 > Rk_2 > Rk_3$ vorhanden. Auf die anderen Ergebnisse kann an dieser Stelle nicht näher eingegangen werden, es sei vielmehr auf die Originalarbeiten hingewiesen.

Correlation zwischen den aus Sauerstoffverbrauch und Ventilation berechneten Restitutionskonstanten.

Hebestreit fand, daß nach beendeter Arbeit zuerst die Ventilation, danach der O_2-Verbrauch und zuletzt die CO_2-Ausscheidung das Ruheniveau wieder

[1] Gollwitzer-Meier u. Simonson: Z. exper. Med. **1930**.

erreicht. Diese Reihenfolge erwies sich als ziemlich konstant, und auch das gegenseitige Verhältnis der Kurven zueinander blieb sich meist gleich. Falls diese Beobachtungen auch an einem größeren Material bestätigt wurden, mußte sich daraus die Möglichkeit ergeben, die Erholungsfähigkeit allein auf Grund des Absinkens der Ventilation zu berechnen. Der praktische Vorteil der Berechnung der Rk lediglich aus der Ventilation wäre insofern ein großer, als die Gasanalyse zum Fortfall käme und hierdurch die Möglichkeit bestände, Massenuntersuchungen der Restitution durchzuführen.

Derartige Untersuchungen wären wertvoll z. B. für die Beurteilung des Einflusses verschiedenen Lebensalters oder verschiedener beruflicher Tätigkeit auf die körperliche Leistungsfähigkeit. In einigen früheren orientierenden Versuchen fand Verfasser eine gute Übereinstimmung zwischen der aus dem O_2-Verbrauch und der aus der Ventilation berechneten Rk_3.

HEBESTREIT[1] verglich von 29 beliebigen Versuchen die Rk_3 für den O_2-Verbrauch und Ventilation und erhielt, nach SPEARMAN[2] berechnet, in absoluten Werten den Korrelationswert von $\varrho = 0{,}6$, also eine genügende Korrelation. Beim Austauschen der Rangplätze innerhalb der Fehlergrenze der Rk-Bestimmung, was zulässig ist, ergab sich $\varrho = 0{,}73$ und bei Anordnung in Gruppen von Rk-Werten von 0,2—0,3; 0,3—0,4; 0,4—0,5 usw. eine Gruppenkorrelation von $\varrho = 0{,}76$. Für Massenuntersuchungen ist demnach die Beurteilung der Restitution aus der Ventilation durchaus möglich.

Die Versuche von GOLLWITZER-MEIER und dem Verfasser[3] ergeben jedoch, daß zwischen pathologischen und normalen Fällen keine genügende Korrelation zwischen Ventilations-Rk und O_2 besteht, um auf den einzelnen Fall sichere Rückschlüsse zu gestatten. Es ergibt sich zwar auch hier bei Aufstellung der CO_2- und Ventilations-Rk-Werte eine deutliche Gruppenminderwertigkeit von pathologischen Fällen gegenüber der Norm; die Beurteilung der *individuellen* Restitution darf jedoch nur aus der für den O_2-Verbrauch berechneten Rk erfolgen.

Einfluß exogener und endogener Faktoren auf die Erholungsgeschwindigkeit.

Da die Erholung auf einem oxydativen Vorgang beruht, werden alle Faktoren, von denen die O_2-Versorgung des Körpers abhängt, auch auf die Geschwindigkeit der Erholung von Einfluß sein. Es besteht deshalb eine Abhängigkeit der Restitutionsgeschwindigkeit von der O_2-Aufnahme in Blut und Muskel, von der Funktionstüchtigkeit der Atmung und des Kreislaufs, von der Zusammensetzung des Blutes usw.

a) *Sauerstoffangebot der Außenluft.* Beim ruhenden Organismus ist innerhalb weiter Grenzen die Konzentration des Sauerstoffs in der Außenluft ohne Einfluß auf die Höhe des O_2-Verbrauchs. Während körperlicher Arbeit tritt aber ein Zustand relativer Anoxybiose ein und in diesem Falle ist eine deutliche Abhängigkeit der O_2-Aufnahme vom Angebot des O_2 in der Außenluft vorhanden. In diesem Zusammenhang sei auf die interessanten Untersuchungen von CAMPBELL[4] hingewiesen. CAMPBELL[1] fand, daß auch im Ruhezustande ein Einfluß der O_2-Spannung auf den O_2-Gehalt der Gewebe besteht. Er legte Luftdepots unter der Haut an, nach einiger Zeit stellten sich dann eine konstante O_2-Spannung von 20—30 mm Hg ein. CAMPBELL[4] variierte den O_2-Gehalt der Inspirationsluft von 11—90,77%; Zunahme der O_2-Spannung der Inspirations-

[1] HEBESTREIT: Zitiert auf S. 747.
[2] SPEARMAN: Zitiert auf S. 740.
[3] GOLLWITZER-MEIER u. SIMONSON: Z. exper. Med. **1930**.
[4] CAMPBELL: J. of Physiol. **60**, 20 (1925).

luft führte auch zur beträchtlichen Erhöhung der O_2-Spannung unter der Haut (bis um 26 mm), Abnahme der O_2-Konzentration in der Inspirationsluft zu einer entsprechenden Abnahme der O_2-Spannung unter der Haut. Interessanterweise steigt auch bei völlig gesättigtem Blut-Hb (z. B. bei vielen Typen *körperlicher Arbeit*) der O_2-Gehalt der Gewebe. Diese Beobachtungen bilden eine schöne Ergänzung zu den Versuchen von HILL, LONG und LUPTON[1] mit der Einatmung 50proz. O_2-Gemische.

HILL, LONG und LUPTON[1] fanden, daß bei Arbeit in 50proz. O_2-Gemischen die O_2-Aufnahme um ein bedeutendes vermehrt war; statt einer maximalen O_2-Aufnahme von etwa 4 l/min fanden HILL, LONG und LUPTON[1] Werte von 5 und 5,5 l/min. Auch nach beendeter Arbeit sind die ersten Stadien der Erholung beschleunigt, nicht dagegen die Erholung in ihrem weiteren Verlauf (sekundäres Stadium). HILL fand den deutlichsten Einfluß bei etwa 50proz. O_2-Gemischen, nicht dagegen bei der Einatmung von etwa 100proz. O_2.

Eine Abhängigkeit der Erholungsgeschwindigkeit von der Abnahme des O_2-Druckes muß am deutlichsten aus dem Verhalten bei körperlicher Arbeit im *Hochgebirge* hervorgehen. Exakte Untersuchungen liegen hier noch nicht vor; jedoch wir sind wohl berechtigt, auf derartige Vorgänge zu schließen: daß die „Nachwirkung" nach körperlicher Arbeit im Hochgebirge verzögert ist, wurde mehrfach festgestellt (DURIG, LOEWY); die absolute Dauer der „Nachwirkung" bietet zweifellos einen ungefähren Anhaltspunkt für die Erholungsgeschwindigkeit.

b) *Sauerstoffaufnahme durch den Muskel.* CHAUVEAU und KAUFMANN[2] fanden bei Untersuchung des Levator Labii sup. des Pferdes einen Sauerstoffverlust des arteriellen Blutes in den Capillaren von 11,4% bei Ruhe gegenüber 13,65% bei Arbeit; ZUNTZ und HAGEMANN[3] fanden bei Tretarbeit beim Pferde bei Ruhe einen O_2-Verlust von 7,3%, bei Arbeit 9,64%; beim Menschen beträgt die Ausnutzung des arteriellen O_2 20—34% in der Ruhe, bei körperlicher Arbeit 46%. Die Ausnutzung des Blutsauerstoffs steigt demnach bei körperlicher Arbeit, jedoch ist die verbesserte Ausnutzung nicht, wie es zuerst scheinen könnte, ein direkter Anhaltspunkt für eine erhöhte Oxydationsgeschwindigkeit, vielmehr liegen die Verhältnisse komplizierter.

Für die Aufnahme des O_2 durch den Muskel aus dem Blute ist der Dissoziationsgrad des Oxyhämoglobins, die Zeitdauer des Verweilens des zugeführten arteriellen Blutes auf der Fläche der Gewebscapillaren, die Größe der capillaren Oberfläche im Verhältnis zum Aortenquerschnitt, endlich die Schnelligkeit des Zutransportes des arteriellen Blutes vom Herzen zu den Gewebscapillaren maßgebend (KAUP und GROSSE[4]).

Die *Dissoziation des Oxyhämoglobins* und damit die O_2-Aufnahme durch den Muskel ist während der Arbeit beträchtlich erhöht, dabei ist nach BAINBRIDGE[5] die Aufnahme aus den Lungen an das Hb nicht im gleichen Maße vermindert, so daß die Erholungsgeschwindigkeit durch die bei körperlicher Arbeit erhöhte Dissoziation des Oxy-Hb beschleunigt wird.

Die *capillare Oberfläche* ist während der Arbeit bedeutend vergrößert, nach KROGH beträgt im ruhenden Muskel die Gesamtoberfläche der Capillaren pro 1 cm^3 Muskel 3—30, bei aktiver Betätigung nahezu 400 cm^2. Hierdurch kann die Blutversorgung des Muskels bei der Arbeit um das 6—8fache steigen (BAINBRIDGE[5]).

---

[1] HILL, LONG u. LUPTON: Zitiert auf S. 740.
[2] CHAUVEAU u. KAUFMANN: C. r. Acad. Sci. Paris **122**, 1163 (1896).
[3] ZUNTZ u. HAGEMANN: Stoffwechsel des Pferdes. Berlin 1898.
[4] KAUP u. GROSSE: Münch. med. Wschr. **73**, 1873, 1938 (1926).
[5] BAINBRIDGE: Zitiert auf S. 738.

Die *Strömungsgeschwindigkeit* wird durch die Erweiterung der Capillaren im negativen Sinne beeinflußt, doch wird dieser Faktor durch die Zunahme des Schlagvolumens und die Beschleunigung der Schlagfrequenz überkompensiert. Beide Faktoren, Zunahme der capillaren Oberfläche und des Schlagvolumens, wirken gleichsinnig hinsichtlich der *O_2-Versorgung* des Muskels, gegensinnig hinsichtlich der Verweildauer des Blutes in den Muskelcapillaren und damit der *O_2-Ausnutzung*. Maßgebend für die Erholungsgeschwindigkeit ist jedoch allein die *O_2-Versorgung*, in dem Verhalten der O_2-Ausnutzung kann demnach ein Ausdruck der Erholungsgeschwindigkeit nicht gesehen werden.

Systematische Untersuchungen über die Abhängigkeit des Erholungsvermögens von dem *Hb-Gehalt des Blutes* sind bisher nicht erfolgt, es besteht nur die Erfahrungstatsache, daß Anämische sich nach körperlicher Arbeit schwer erholen, auch fanden GOLLWITZER-MEIER und Verfasser die Erholungsgeschwindigkeit bei einigen Fällen von sekundärer Anämie herabgesetzt.

c) *Kreislauf*. Der wesentliche Einfluß der Funktionstüchtigkeit des Kreislaufs auf das Erholungsvermögen wurde bereits berührt. Experimentelle Untersuchungen über den Einfluß des Kreislaufs auf das Erholungsvermögen sind bisher als direkte Fragestellungen nicht unternommen worden. ATZLER und HERBST[1] fanden eine Abhängigkeit der Ermüdung des am Ergographen arbeitenden Fingers von dem Grad der Abschnürung des Oberarms, d. h. der Beeinträchtigung des Blutumlaufs. Hierbei ist die Erholungsgeschwindigkeit nicht direkt gemessen, jedoch ist der Eintritt der Ermüdung umgekehrt von der Erholungsgeschwindigkeit abhängig. Allerdings ist bei der Ermüdung am Ergographen eine zentrale Ermüdung nicht sicher auszuschließen, denn nach willkürlicher Ermüdung ist elektrische Reizung noch wirksam. Paralleluntersuchungen mit elektrischer Reizung sind aber scheinbar bei dieser Versuchsreihe nicht ausgeführt worden. Von DOLGIN und LEHMANN[2] wurde kürzlich nachgewiesen, daß bei einer derartigen Versuchsanordnung vorwiegend bei leichterer Belastung sich die Abschnürung bemerkbar macht, wenig bei schwerer Belastung. Ein Einfluß des Kreislaufs auf die direkt gemessene Erholungsgeschwindigkeit kann aber aus Versuchen von SIMONSON[3] geschlossen werden. Beim *Stehen* findet nach Untersuchungen von ATZLER und HERBST[4] eine Blutanschoppung in den unteren Extremitäten statt; diese Blutmenge wird bei einer im Stehen geleisteten Arbeit der Blutversorgung der arbeitenden Muskeln entzogen. SIMONSON[3] ließ die von ihm untersuchten 3 Vpn. vor Ableistung der Standardarbeit 10—15 Minuten stehen; auch die Erholung erfolgte hierbei im Stehen, nicht wie sonst im Sitzen. Es ergab sich nun in Abhängigkeit von der Standdauer eine Herabsetzung des Restitutionsvermögens. Abb. 274 zeigt die Verschlechterung der Restitution beim Stehen gegenüber dem Sitzen, als Maß des Restitutionsvermögens dient der „Restitutionskoeffizient" (s. S. 751). Hiermit steht der von verschiedenen Autoren erhobene Befund in guter Übereinstimmung, daß das Schlagvolumen im Sitzen größer ist als im Stehen (vgl. Beitrag HANSEN[5]).

Die untere gestrichelte Linie $b-b$ der Abb. 274 gibt die Werte der Restitutionskoeffizienten bei der in der Abszisse angegebenen Standdauer und den ebenfalls in der Abszisse angegebenen spezifischen Arbeitscalorien an, die obere ausgezeichnete Linie $a-a$ enthält die entsprechenden Normalwerte (Restitution im Sitzen).

Aus den Versuchen von EPPINGER, KISCH und SCHWARZ[6] an dekompensierten Herzkranken geht gleichfalls eine Verschlechterung des Erholungsvermögens

[1] ATZLER u. HERBST: Z. exper. Med. **38**, 137 (1923).
[2] DOLGIN u. LEHMANN: Arb.physiol. **2** (1929).
[3] SIMONSON: Pflügers Arch. **214**, 403 (1926).
[4] ATZLER u. HERBST: Biochem. Z. **131**, 20 (1922).
[5] HANSEN: Dies. Handb. 15 II.
[6] EPPINGER, KISCH u. SCHWARZ: Zitiert auf S. 738.

hervor. Allerdings maßen die betreffenden Autoren nicht direkt die Abfallsgeschwindigkeit des O_2-Verbrauchs nach beendeter Arbeit, sondern verglichen den Anteil des Erholungsrückstandes am gesamten Arbeitsmehrverbrauch an O_2. Bei diesem Maß drückt sich eine Verminderung der Erholungsgeschwindigkeit durch einen größeren Prozentanteil des Erholungsrückstandes am Gesamtverbrauch aus: Der O_2-Verbrauch wird mehr in die Erholungsphase verschoben. Zwar wird dieser Vorgang durch sekundäre Faktoren (Atemtyp, Bewegungsablauf, Arbeitsdauer) in hohem Maße beeinflußt (vgl. S. 575 Beitrag „Arbeitsphysiologie"), jedoch darf man aus der Größe der Abweichung auch aus den Versuchen von Eppinger und Mitarbeitern[1] auf eine Verschlechterung der Erholungsgeschwindigkeit bei Herzkranken schließen.

Herbst[2] bestätigte und erweiterte die Befunde von Eppinger[2], indem er seine Versuche nicht nur auf dekompensierte Herzfehler ausdehnte und in beiden Fällen eine zeitliche Verzögerung des O_2-Verbrauchs in der Erholung (= Herabsetzung der Erholungsgeschwindigkeit) beobachtete. Auch Meakins und Long[3] stellten eine Herabsetzung der Erholungsgeschwindigkeit bei Herzkranken fest; auf die gleichlautenden Versuche von Gollwitzer-Meier und Verfasser[4] wurde bereits hingewiesen. Dagegen findet Herbst[2] bei nervösen Herzerkrankungen und Gollwitzer-Meier und Verfasser[4] bei Hypertonie nicht die Oxydationsgeschwindigkeit herabgesetzt. Der Einfluß peripherer Kreislaufschwäche erhellt aus den Untersuchungen der gleichen Autoren an Gripperekonvaleszenten, obwohl hier natürlich auch andere Faktoren mitspielen. Abb. 226, S. 572 (Beitrag Arb.physiol.) zeigt, daß in dem größeren Teil der untersuchten Fälle die Restitutionsgeschwindigkeit (Rk) unterhalb der unteren Normalgrenze liegt.

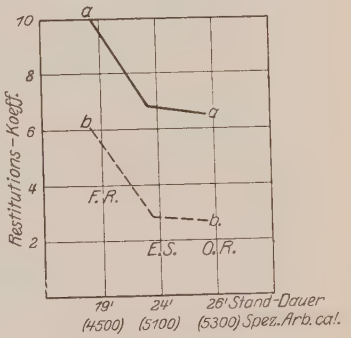


Abb. 274. Der Restitutionskoeffizient beim Sitzen *a—a* und Stehen *b---b*.

d) *Ventilation.* Ein Einfluß der Ventilation auf die Erholungsgeschwindigkeit geht aus Versuchen von Simonson[5] hervor. Simonson verfolgte die Erholung nach 30 Kniebeugen unter normalen Bedingungen und bei willkürlicher Überventilation, die sich auf die ersten drei Erholungsminuten erstreckte. Es ergab sich hierbei eine außerordentliche Beschleunigung des Erholungsvermögens, durchschnittlich von Werten der Rk von 0,5 auf 1,0 und darüber. Die Beschleunigung der Erholung durch willkürliche Überventilation ist derart, daß zur Erklärung die verbesserte O_2-Versorgung kaum ausreicht; für die Wirkung der willkürlichen Überventilation scheint auch eine Kreislaufwirkung (Erleichterung der Herzarbeit durch Pumpwirkung) und vermehrte Abdunstung der CO_2 verantwortlich zu sein. Auf die Bedeutung dieses Befundes für die Arbeits- und Sportphysiologie sei nur kurz hingewiesen; Efimoff[6] konnte kürzlich zeigen, daß bei der sehr schweren Arbeit des Sägens die auffallend rasche Erholung auf die beobachtete sehr starke Ventilation zurückzuführen ist.

Aus pathologischen Fällen (Asthma, Emphysem, Tuberkulose) ist der reine Einfluß der Ventilation auf die Erholungsgeschwindigkeit deshalb schwierig abzusehen, weil auch andere Faktoren als die Ventilation allein maßgeblich sind,

---

[1] Eppinger, Kisch u. Schwarz: Zitiert auf S. 738.
[2] Herbst: Dtsch. Arch. klin. Med. **129**.
[3] Meakins u. Long: J. clin. Invest. **4**, 273 (1927).
[4] Gollwitzer-Meier u. Simonson: Zitiert auf S. 740.
[5] Simonson: Arb.physiol. **1** (1928). [6] Efimoff: Arb.physiol. **2** (1929).

bei Tuberkulose z. B. der toxische Prozeß als solcher, bei Emphysem eine Beeinträchtigung des Kreislaufs. Aus Versuchen von Brieger[1] an Lungentuberkulose und von Gollwitzer-Meier und dem Verfasser[2] an Emphysem geht eine Verschlechterung des Erholungsvermögens hervor. Dabei verläuft die Erholungskurve, ähnlich wie bei Herzkranken, fast exponential. Die Versuche von Herbst[3] lassen gleichfalls bei Emphysem, Bronchitis und Asthma auf eine Verschlechterung der oxydativen Restitution schließen. Herbst[3] untersuchte weiter an Normalen den Einfluß behinderter Atmung auf die O_2-Aufnahme während der Arbeit; auf diese Versuche wird auf S. 783 eingegangen.

e) *Oxydationsvermögen der Zelle.* Abgesehen von den besprochenen Faktoren, die mit der O_2-Versorgung des Körpers verknüpft sind, ist die Erholungsgeschwindigkeit vom Oxydationsvermögen der Zelle selbst, vom physikalisch-chemischen Milieu, der Körpertemperatur, von nervösen und hormonalen Einflüssen, endlich vom anatomischen Bau der Vpn. abhängig.

Daß letzten Endes das Oxydationsvermögen der Zelle selbst maßgebend für die Erholungsgeschwindigkeit ist, bedarf keiner Diskussion. Gleichwohl hat der experimentelle Nachweis einer solchen Abhängigkeit prinzipielles Interesse. Eine derartige Abhängigkeit läßt sich am besten durch Verabreichung pharmakologisch wirksamer Substanzen, deren Hauptangriffspunkt ein cellulärer ist, zeigen. Nach Untersuchungen von Negelein bei Warburg[4] hemmt H_2S an isolierten Zellen ebenso intensiv wie HCN die Oxydationen. Simonson und Richter[5] konnten nun bei der chronischen Schwefelvergiftung, der sie selbst und Riesser sich unterzogen und die im pharmakologischen Sinne als chronische H_2S-Vergiftung anzusprechen ist, eine Herabsetzung des Restitutionsvermögens nachweisen (s. Abb. 275); Linie $b—b$ bezeichnet die Höhe der Restitutionskoeffizienten auf dem Höhepunkte der Schwefelvergiftung, Linie $a—a$ die normalen Vergleichswerte.

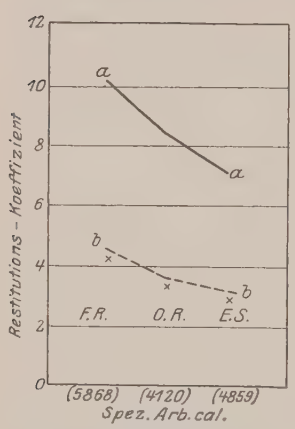


Abb. 275. Der Restitutionskoeffizient bei chronischer Schwefelvergiftung (b---b) und im normalen Zustande (a—a).

f) *Einfluß verschiedener Substanzen auf das Erholungsvermögen.* Die bekannte Abhängigkeit der Zellfunktion vom physikalisch-chemischen Milieu wird sich auch in der Beeinflussung der Erholungsgeschwindigkeit äußern; systematische Untersuchungen am ganzen Organismus lagen aber bisher hierüber nur wenig vor.

Milchsäure. Hill, Long u. Lupton[6] beobachteten eine Parallelität zwischen der Höhe des M.S.-Spiegels im Blut und der Höhe der Oxydationen, so daß sie die M.S. direkt als „Regulator der Oxydation" bezeichnen; die Oxydationsgröße soll ungefähr im Quadrat der angehäuften M.S. ansteigen. Es wurde an früherer Stelle (S. 740) ausgeführt, daß von einer derartig strengen Parallelität zwischen beiden Vorgängen nicht gesprochen werden kann. Zweifellos besteht ein ungefähres Zusammengehen, indem beide Reaktionen ganz allgemein mit zunehmender Arbeitsschwere ansteigen.

[1] Brieger: Klin. Wschr. **1928**, 1761.
[2] Gollwitzer-Meier u. Simonson: Zitiert auf S. 756.
[3] Herbst: Dtsch. Arch. klin. Med. **162**, 130 (1929).
[4] Negelein: Biochem Z. **165**, 203 (1925).
[5] Simonson u. Richter: Arch. f. exper. Path. **120**, 259 (1927).
[6] Hill, Long u. Lupton: Zitiert auf S. 740.

Insofern muß eine Abhängigkeit bestehen, als M.S. im Kohlehydratstoffwechsel als intermediäres Produkt bei der Muskeltätigkeit entsteht, dessen Beseitigung zum großen Teil oxydativ erfolgt. In vielen Fällen würde sich dann bei relativ schlechter O_2-Versorgung insofern eine Abhängigkeit ergeben, als hier als sekundäre Folge die M.S. ansteigt. Man kann in solchen Fällen nicht davon sprechen, daß der M.-S.-Spiegel die Höhe der Oxydation bedingt, sondern die Abhängigkeit ist eher umgekehrt. Im Hochgebirge ist die Steigerung des M.S.-Spiegels bei körperlicher Arbeit viel höher als in der Ebene (KAULBARSZ[1]); wir müssen hier wohl den hohen Anstieg der M.S. als eine sekundäre Folge der mangelnden O_2-Versorgung ansprechen. Bei Basedow steigt bei körperlicher Arbeit sowohl der O_2-Verbrauch wie der venöse M.S.-Spiegel stärker an als in der Norm; nach Versuchen von DRESEL[2] kann man aber indirekt annehmen, daß die Erhöhung des M.S.-Spiegels weit beträchtlicher ist als die entsprechende Verschlechterung des Wirkungsgrades. Da es sich in den Versuchen von DRESEL[3] um eine geringe statische Arbeitsleistung handelt, bei der eine Funktionsuntüchtigkeit des Kreislaufs keine Rolle spielen kann, darf man wohl schließen, daß der Eigenverbrauch der Zellen von O_2 so hoch ist, daß die oxydative Beseitigung der M.S. nur in geringem Ausmaß möglich ist. Vielleicht ist beim Basedow außerdem noch die M.S.-Produktion gesteigert. In vielen Fällen scheint demnach bei einer Abhängigkeit zwischen M.S.-Spiegel im Blut und Oxydation das *Primäre* die O_2-Versorgung zu sein. Hierfür sprechen auch die Versuche von ABRAMSON und EGGLETON[3], die Natriumlactat intravenös bei Hunden injizierten, und zwar in derartigen Mengen, daß der venöse M.S.-Spiegel ebenso hoch war wie nach schwerer körperlicher Arbeit. Hierbei war die Steigerung des O_2-Verbrauchs im Verhältnis zu körperlicher Arbeit ganz geringfügig. Es zeigt sich also, daß keine Parallelität zwischen M.S. und Oxydation besteht, wenn die Erhöhung des M.S.-Spiegels der primäre Vorgang ist. Die Autoren schließen aus ihren Versuchen, daß die Gründe für die vermehrten Oxydationen bei körperlicher Arbeit nicht in der oxydativen Beseitigung der M.S. liegen können. Allerdings sind M.S.-Produktion bei körperlicher Arbeit und M.S.-Injektion nicht gleichbedeutend, doch kamen GOLLWITZER-MEIER und Verfasser[4] bei Untersuchung körperlicher Arbeit zu ähnlichen Ergebnissen (s. S. 744). Die Mehrzahl der bisher vorliegenden Versuche spricht also für eine Abhängigkeit zwischen M.S.-Spiegel und O_2-Verbrauch derart, daß bei relativ unzureichender O_2-Versorgung, also gerade bei niedriger O_2-Aufnahme, der M.S.-Spiegel hoch ist. Daß sich im allgemeinen bei zunehmender Schwere der Arbeit eine Parallelität zwischen Anstieg der M.S. und der Oxydationen findet, läßt dann den Schluß zu, daß bei zunehmender Arbeitsschwere das Verhältnis zwischen O_2-Bedarf und O_2-Versorgung immer ungünstiger wird.

cH, CO_2-*Spannung*. Aus Versuchen von MEYERHOF[5] geht die Abhängigkeit der Restitution von der CO_2-Spannung und der cH hervor, zunehmende CO_2-Spannung und cH wirken hemmend auf den Erholungsvorgang (vgl. auch die Befunde von CLARK-KENNEDY[6] und Mitarbeiter S. 784). Die Wirkung der cH auf die Synthese zu Lactacidogen ist nach den neuesten Untersuchungen von EMBDEN[7] ein sehr komplexer Vorgang; auch am ganzen Organismus ist die Wirkung der veränderten cH auf die Restitutionsgeschwindigkeit nicht ohne

[1] KAULBARSZ: Arch. internat. Physiol. **1929**.
[2] DRESEL: Klin. Wschr. **1929**, 294.
[3] ABRAMSON u. EGGLETON: J. of biol. Chem. **75**, 745 (1927).
[4] GOLLWITZER-MEIER u. SIMONSON: Zitiert auf S. 740.
[5] MEYERHOF: Zitiert auf S. 739.
[6] CLARK KENNEDY, BRADBROOKE u. OVEN: J. of Physiol. **61**, 10 (1926).
[7] EMBDEN: Klin. Wschr. **1927**, Nr 14.

weiteres abzusehen, da nicht allein das celluläre Oxydationsvermögen, sondern auch Dissoziation des Oxy-Hb, Gefäßweite (Atzler und Lehmann[1]), Atmung (im Sinne einer Restitutionsförderung) durch die cH beeinflußt werden. Teleologisch können die letzteren Wirkungen als Kompensation gegenüber der Zellwirkung der Veränderung der cH betrachtet werden.

Alkohol. Die günstige Wirkung des Alkohols bei Erschöpfungzuständen veranlaßte Simonson[2], den Einfluß des Alkohols auf die Erholungsgeschwindigkeit zu untersuchen. Auch am isolierten Muskel und am Durchströmungspräparat geht aus Untersuchungen von Verzar, Lee und Salant und Lee und Levine, von Okagawa und von Scarborough, [zitiert nach Riesser und Simonson, dies. Handb, 8 I, 315 (1925)].

Tabelle 9.

Versuchsperson	Datum	Cal A	Cal t	RK	Bemerkungen
E. S.	18. VI. 26	5295	1623	0,39	Normal
	21. VI. 26	5513	1628	0,41	„
	24. VI. 26	4835	1376	0,42	„
	14. VII. 26	5513	1082	0,54	„
	25. VI. 26	3309	486	0,64	3 cm³ Alkohol
	28. VI. 26	2921	396	0,67	3 „ „
	28. VI. 26	2921	396	0,67	3 „ „
	2. VII. 26	4077	756	0,57	4 „ „
O. R.	19. VI. 26	7449	1578	0,52	Normal
	23. VI. 26	5352	1182	0,50	„
	29. VI. 26	4872	1092	0,50	„
	24. VI. 26	4596	756	0,60	6 cm³ Alkohol
	25. VI. 26	4719	1122	0,48	6 „ „
	28. VI. 26	3816	726	0,55	5 „ „
	2. VII. 26	4851	786	0,61	5 „ „ (in einer Portion 30 Minuten vor dem Versuchsbeginn genommen)
F. R.	14. VI. 26	5079	756	0,64	Normal
	23. VI. 26	4098	456	0,73	„
	5. VII. 26	3522	516	0,64	„
	26. VI. 26	3324	(100)	1,17	4 cm³ Alkohol
	9. VII. 26	3762	(100)	1,21	5 „ „

(Entnommen Arch. f. exper. Path. **120**, 263, Tabelle 1.)

Die günstige Wirkung des Alkohols auf den ermüdenden und ermüdeten Muskel hervor (Steigerung der Arbeitsleistung bis zu 50% in Ermüdungsreihen); und zwar war die günstige Wirkung nur bei geringer Alkoholkonzentration zu beobachten. Es wurden daher sehr geringe Dosen von Alkohol (4—6 cm³) gewählt. Tabelle 8 zeigt die Rk der 3 Vpn. im Normalzustande und unter Alkohol; bis auf einen herausfallenden Versuch (O. R. 25. VI.) verursachte die Zufuhr von Alkohol eine ansteigende Erholungsgeschwindigkeit. Die günstige Wirkung des Alkohols bei Erschöpfungszuständen nach schwerer körperlicher Arbeit findet hier zum Teil ihre Erklärung. Wahrscheinlich handelt es sich bei der restitutionsfördernden Wirkung des Alkohols um einen komplexen Vorgang. Die bekannte Erweiterung der peripheren Blutgefäße hat sehr wahrscheinlich Anteil an der

[1] Atzler u. Lehmann: Pflügers Arch. **193**, 463 (1922).
[2] Simonson: Arch. f. exper. Path. **120**, 259 (1927).

Restitutionsförderung. Auch die Steigerung der Ventilation unter Alkohol muß im Sinne der Erhöhung des Resitutionsvermögens liegen. Bei allen Vpn. war die Steigerung der Arbeits-K.V.Q. $\left(\frac{\text{Arbeitsvent.} - \text{Ruheventil}}{\text{Arbeitsumsatz} - \text{Ruheumsatz}}\right)$ gegenüber dem Ruhe-K.V.Q. $\left(\frac{\text{Ruheventil. (cm}^3)}{\text{G.U. (cal)}}\right)$ höher als normalerweise (s. Tab. 10).

Tabelle 10.

Versuchsperson	Steigerung des Arbeits-K.V.Q. in % des Ruhe-K.V.Q. (Durchschnittswerte)	
	normal	Alkohol
E. S.	26,62	63,79
O. R.	11,32	32,68
F. R.	31,78	36,95

Da jedoch am isolierten Muskel, wo Kreislauf und Ventilationswirkung als restitutionsändernde Faktoren fortfallen, die erholungsfördernde Wirkung des Alkohols nachweisbar ist, kann wohl auch am ganzen Organismus eine direkte Einwirkung des Alkohols auf das celluläre Oxydationsvermögen angenommen werden.

Eine Verbesserung der Erholungsgeschwindigkeit nach Verabreichung von *Natriumphosphat* läßt sich aus den Versuchen von HINSBERG[1] schließen.

Fluor, Bromessigsäure, Ammoniak. Am isolierten Muskel ist von EMBDEN und seinen Mitarbeitern[2] der Einfluß verschiedener Ionen auf das Restitutionsvermögen (Lactacidogensynthese) untersucht worden, eine besonders auffallende Verstärkung ergab sich bei Untersuchung der Fluorionen. Sehr bemerkenswert in dieser Hinsicht sind auch die Untersuchungen von ENGEL[3] und von RIESSER und HEIANZAN[4], die unter der Wirkung von Bromessigsäure und von Ammoniak Zunahme der Lactacidogensynthese beobachteten. Diese Untersuchungen haben auch für die Vorgänge am ganzen Organismus deshalb Interesse, weil aus ihnen die Möglichkeit der Beeinflussung der Erholungsgeschwindigkeit durch Veränderung des physikalisch-chemischen Milieus bzw. durch pharmakologisch wirksame Substanzen hervorgeht.

Die Befunde von RIESSER und HEIANZAN gewinnen noch an Bedeutung durch die von EMBDEN und Mitarbeitern[5] neuerdings festgestellte Rolle des Ammoniaks bei der Muskeltätigkeit.

Hormone. Hiermit ist auch die Abhängigkeit der Erholungsgeschwindigkeit von Hormonen gegeben. Hormone stellen ja im pharmakologischen Sinne besonders wirksame Substanzen von spezifischer Wirkung dar. Eine systematische Untersuchung hat bisher nur das *Thyreoidin* erfahren. SIMONSON[6] fand, in gleichsinniger Beziehung zur Erhöhung des G.U., eine bedeutende Erhöhung des Restitutionsvermögens bei mehrere Tage hindurch fortgesetzter Verabreichung von Thyraden (s. Tab. 11).

Auch ein Einfluß des *Adrenalins* auf das Erholungsvermögen ist wahrscheinlich; am isolierten Muskel begünstigt es die Erholung nach Ermüdung durch elektrische Reizung. Indirekt könnte Adrenalin auch auf dem Wege über die Gefäßwirkung auf den Erholungsvorgang einwirken; das gleiche gilt für Acetylcholin, welches am ganzen Frosch die Ermüdung bei anhaltender elektrischer Reizung verzögert.

---

[1] HINSBERG: Z. erper. Med. **59** (1928).
[2] EMBDEN u. Mitarbeiter: Dies. Handb. 8 II, 417 (1925).
[3] ENGEL: Pflügers Arch. **207**, 523 (1925).
[4] RIESSER u. HEIANZAN: Pflügers Arch. **207** 302 (1925).
[5] EMBDEN u. Mitarbeiter: Klin. Wschr. **1929**.
[6] SIMONSON: Arch. f. exper. Path. **120**, 259 (1927).

Tabelle 11.

Versuchsperson	Datum 1926	Cal A	Cal t	Rk
O. R.	6. VII.	3765	180	1,02 Thyraden
	7. VII.	5091	546	0,73 „
	Normaler Durchschnitt der Rk: 0,50.			
E. S.	5. VII.	4536	(100)	1,27 Thyraden
	6. VII.	2853	(100)	1,11 „
	Normaler Durchschnitt der Rk: 0,40—0,54.			

Es bedeuten Cal A — Gesamterholungsrückstand, Cal t = Erholungsrückstand 3 Minuten nach beendeter Arbeit.

Auch die Wirkung des *Insulins* auf den Erholungsvorgang ist bisher noch nicht untersucht worden. Jedoch kann man indirekt auf eine Beeinflussung schließen.

Nach den Versuchen von Gollwitzer-Meier und dem Verfasser[1] zeigte sich eine um so niedrigere Rk, je tiefer der spezifische Arbeits-R.Q. war. Nach den Untersuchungen von Hetzel und Long[2] ist aber erwiesen, daß Insulin auf die Höhe des spezifischen Arbeits-R.Q. von maßgebendem Einfluß ist: bei Diabetikern ist nach Insulingabe der spezifische Arbeits-R.Q. nahezu = 1,0 wie normalerweise.

Ein *nervöser* Einfluß auf die Restitution ist bisher direkt nicht nachgewiesen, es ist aber wahrscheinlich, daß ein solcher besteht, zumal eine Abhängigkeit vieler Faktoren, die für die Höhe des Restitutionsvermögens maßgebend sind, vom Nervensystem bekannt ist (Kreislauf, Atmung, hormonale Sekretion).

Temperatur. Die Restitution am isolierten Muskel ist nach den Untersuchungen von Meyerhof[3] in hohem Maße von der Temperatur im positiven Sinne abhängig. Es ist möglich, daß die prinzipiell bestehende größere Leistungsfähigkeit zu fortgesetzter kräftiger Arbeit der Warmblüter gegenüber den Kaltblütern hierdurch begründet ist. Bei körperlicher Arbeit kann die Körpertemperatur auf 38—40,5° C steigen (Pembrey und Nicol[4]). Mäßige Erhöhung der Temperatur wirkt restitutionsfördernd (Bainbridge[5]), erst Temperaturen über 39,5° C, wie sie auch nur bei sehr anstrengender Arbeit auftreten, wirken schädigend. Vielleicht kann die Schädigung zum Teil darauf zurückgeführt werden, daß der Eigenverbrauch der Organe mit zunehmender Temperatur steigt und bei großem Erholungsrückstand zu einer relativen Anoxybiose führt, durch die das Oxydationsvermögen in ungünstigem Sinne beeinflußt wird. Eine sekundäre Wirkung der Temperatursteigerung auf die Erholungsgeschwindigkeit beruht auf einer Erhöhung der Dissoziation des Oxy-Hb. Man kann demnach bei körperlicher Arbeit den nicht in mechanische Arbeit umgesetzten Energieverbrauch nicht schlechthin als verlorene Energie auffassen, sondern ein Teil der an sich im mechanischen Sinne nutzlosen Wärme kommt der Beschleunigung der Erholung zugute. Nach Untersuchungen von Marschak (persönliche Mitteilung) ist bei hoher Umgebungstemperatur die Erholungsgeschwindigkeit herabgesetzt.

Einfluß vorangegangener Arbeit auf die Erholungsgeschwindigkeit.

Im vorhergehenden ist der Abfall des O_2-Verbrauchs als gleichbedeutend mit der Erholungsgeschwindigkeit gesetzt worden. Im strengen Sinn muß als

[1] Gollwitzer-Meier u. Simonson: Z. exper Med. **1930**.
[2] Hetzel u. Long: Proc. roy. Soc. B **99** 279 (1926). [3] Meyerhof: Zitiert auf S. 739.
[4] Pembrey u. Nicol: J. of Physiol. **33**, 386 (1908).
[5] Bainbridge: Zitiert auf. S. 738.

Erholung der rückläufige Prozeß sämtlicher bei der Arbeit veränderten Funktionen angesehen werden. Der Begriff Oxydationsgeschwindigkeit nach körperlicher Arbeit deckt sich demnach mit dem Begriff Erholungsgeschwindigkeit nur teilweise. Es wurde bereits darauf hingewiesen, daß nach schwerster Arbeitsleistung der Grundumsatz lange Zeit erhöht ist, und daß nach mittlerer Arbeit der M.S.-Spiegel viel länger erhöht bleibt als der O_2-Verbrauch. Jedoch ist der O_2-Verbrauch eine derart wichtige biologische Funktion, daß der Vorgang der Erholung meist schlechthin mit dem O_2-Verbrauch verbunden wurde.

Die Untersuchung des Einflusses vorausgegangener Muskelarbeit auf die Erholungsgeschwindigkeit führte zu der Feststellung, daß bei körperlicher Arbeit Veränderungen eintreten, die das Erreichen des O_2-Ruheniveaus überdauern und die Restitution bei nachfolgender Arbeit beeinflussen. Derartige Versuche sind vom Verfasser beim Kniebeugen und beim Formen angestellt worden.

Verfasser bestimmte an 25 Vpn. nach der Arbeit von 30 in 1 Minute ausgeführten Kniebeugen die Rk. Nach völlig beendeter Erholung ließ er die gleiche Arbeit nochmal leisten und fand, daß bei der zweiten Arbeitsleistung die Rk durchschnittlich höher lag (Rk = 0,60) als bei der ersten (Rk = 0,52). Die vorausgegangene mäßige Arbeitsleistung führte demnach bei der zweiten Arbeitsleistung zu schnellerer Erholung. Man darf wohl annehmen, daß dies auf der von Krogh zuerst beobachteten peripheren Gefäßerweiterung beruht. Mit dem Erreichen des Ruhe-O_2-Niveaus haben sich die erweiterten Blutgefäße wahrscheinlich noch nicht wieder geschlossen, so daß die zweite Arbeitsfolge auf günstigere Restitutionsbedingungen stößt. Diese Versuche wurden vorwiegend an jugendlichen Vpn. vorgenommen. Wurde jedoch zwischen dem 1. und 2. Standardversuch eine sehr große Arbeitsleistung eingeschaltet (2—300 Kniebeugen), so erwies sich meist die Erholungsgeschwindigkeit im 2. Standard-Arbeitsversuch als herabgesetzt. In neueren, von Hebestreit, Niemzowa und Verfasser angestellten Versuchen, bisher unveröffentlicht, ergab sich nicht nur auf den Erholungsvorgang, sondern auch auf den Wirkungsgrad ein deutlicher Einfluß vorangegangener Arbeit, und zwar war der Wirkungsgrad bei nachfolgender Arbeit günstiger als bei der vorausgegangenen. (Näheres s. S. 776.)

Verfasser stellte an einem 40jährigen Arbeiter beim Formen ähnliche Versuche an. Es wurden 3 Versuche am gleichen Tage ausgeführt, und zwar der nächstfolgende erst 20—25 Minuten später, nachdem Atmung und O_2-Verbrauch wieder zur Ruhe zurückgekehrt waren.

Aus Tabelle 12 folgt, daß das Erholungsvermögen, ganz gleichgültig, in welcher Reihenfolge die drei verschiedenen Arbeitstypen (vgl. Beitrag „Arbeitsphysiologie" S. 555) untersucht wurden, bei jedem nachfolgenden Versuch niedriger liegt als bei den vorhergehenden. Eine verschiedene Versuchsdauer und (bis auf

Tabelle 12.

Datum	Arbeitstyp	Reihenfolge	Arbeitsdauer Minuten	Erholungs-Rückstand (Cal. A)	Cal. t	Rk
19. III.	I	1	14,17	3745	140	1,09
	II	2	13,5	8310	3230	0,32
	III	3	14,46	8200	3635	0,27
20. III.	III	1	13,83	7190	2110	0,41
	II	2	10,45	8775	2995	0,36
	I	3	11,27	6200	2405	0,32
21. III.	III	1	17,0	6415	1525	0,48
	I	2	17,53	5065	1645	0,40
	II	3	14,67	6420	2675	0,29

den 1. Versuch am 19. III.) ein verschieden hoher Erholungsrückstand ist als Ursache auszuschließen.

Aus den Versuchsergebnissen geht demnach hervor, daß noch ein restitutionshemmender Einfluß vorausgegangener Arbeit trotz völlig beendeter oxydativer Erholung nachweisbar ist. Als Erklärung für das abweichende Verhalten der bei Jugendlichen am Kniebeugen erhaltenen Resultate können herangezogen werden:

1. der verschiedene Arbeitstyp, 2. die wesentlich längere Arbeitsdauer (beim Formen 10,45—17 Minuten; beim Kniebeugen nur 1 Minute); 3. das höhere Alter der Vp. Die Deutung dieser Befunde dürfte am ehesten möglich sein auf Grund der interessanten Ergebnisse von Embden und seinen Mitarbeitern Jost und Schmidt[1], die am Muskelbrei von ermüdeten Muskeln eine verminderte Synthesefähigkeit zu Lactacidogen feststellten und dies auf eingetretene kolloid-chemische Veränderungen (Alterungsprozesse) zurückführten. Diese Deutung gewinnt an Wahrscheinlichkeit durch die kürzlich erhobenen Befunde von Deuticke[2], der eine Parallelität zwischen Synthesevermögen und Fällbarkeit von Muskelproteinen feststellte.

Schon Embden[3] stellte hierbei eine interessante Parallele zwischen Ermüdung und Alter fest, und in diesem Zusammenhang gewinnt das höhere Alter der Vp. bei den Versuchen am Formen an Interesse: Es erscheint demnach wahrscheinlich, daß bei körperlicher Arbeit 2 Vorgänge Platz greifen, die die Restitutionsgeschwindigkeit im entgegengesetzten Sinn beeinflussen, als fördernder Einfluß die Erweiterung der Blutcapillaren, als hemmender Einfluß kolloidchemische Änderungen, die aber erst bei länger fortgesetzter Arbeit überwiegen. Nach den Embdenschen Untersuchungen ist es nun sehr wahrscheinlich, daß die im Sinne einer verminderten Leistungsfähigkeit wirksamen kolloidchemischen Änderungen bei älteren Vpn. eher und vielleicht intensiver auftreten als bei jüngeren.

Vielleicht ist die bei jahrelanger Tätigkeit, besonders bei einseitiger Beanspruchung (vgl. Schochrin S. 534) eintretende „Abnutzung" darauf zurückzuführen, daß die ursprünglich reversiblen physikalisch-chemischen Zustandsänderungen des Muskels mit der Zeit mehr und mehr irreversibel werden.

In diesem Zusammenhang sei auch auf die schönen Untersuchungen Embdens und seiner Mitarbeiter über den Zusammenhang zwischen Absterben und Ermüdung, gemessen an der Synthesefähigkeit von Muskelbrei, hingewiesen. Embden[3] fand, daß ermüdete Muskeln ihre Synthesefähigkeit rascher verlieren, d. h. rascher absterben als unermüdete. Bei Fischen, die lange auf dem Trockenen überleben, bleibt die Synthesefähigkeit länger erhalten als bei kurz überlebenden. Es ergibt sich hieraus ein interessanter Zusammenhang zwischen Restitution, Ermüdung und Tod.

O_2-Aufnahme während körperlicher Arbeit.

Bei einsetzender Arbeit ist am Anfang der Arbeit der für die betreffende Arbeitsleistung charakteristische O_2-*Bedarf* in vollem Maße vorhanden. Daß dennoch der O_2-*Verbrauch* nicht sprunghaft am Anfang der Arbeit die charakteristische Höhe erreicht, sondern erst allmählich, liegt daran, daß sich Kreislauf und Ventilation nicht sofort auf die vermehrten Anforderungen einstellen. In der Tat braucht die chemische Atem- und Kreislaufregulation gewisse Zeit, um

[1] Embden u. Jost: Hoppe-Seylers Z. **165**, 224 (1929). — Schmidt: Z.Arb.physiol. **1**, 136 (1928).

[2] Deuticke: Vortr. Biolog. Verein Frankfurt 1929.

[3] Embden u. Mitarbeiter: Klin. Wschr. **1929**.

wirksam zu werden; auch die rückflußfördernde Muskelbewegung kann sich erst allmählich auswirken, da die Beschleunigung der Blutmassen wie auch die Blutmengen- und periphere Gefäßregulation mit einem Zeitfaktor verbunden sind. (Lediglich der letztgenannte Vorgang scheint sich nach den Untersuchungen von REIN[1] und von GANTER[2] [Näheres s. Beitrag HANSEN[3]] mit dem Einsetzen der Arbeit reflektorisch sprunghaft zu verändern.)

In dem *allmählichen Anstieg* des O_2-Verbrauchs sehen wir also in erster Linie den Anpassungsvorgang von Kreislauf und Atmung an die vermehrten Anforderungen. Ohne Steigerung des Kreislaufs, etwa mit Hilfe verbesserter O_2-Ausnutzung, wäre der Organismus niemals fähig, in nennenswerter Weise die O_2-Aufnahme bei körperlicher Arbeit zu steigern. Der Anstieg des O_2-Verbrauchs, d. h. also die Anpassung des Kreislaufs an den vermehrten O_2-Bedarf, verläuft annähernd im Sinne einer steigenden Exponentialkurve, wie HILL, LONG und LUPTON[4] zuerst feststellten und wie es auch HEBESTREIT und Verfasser (Versuche bisher unveröffentlicht) kürzlich bestätigen konnten. Der O_2-Verbrauch steigt also zuerst stark an; bei allmählich abnehmender Steilheit nähert sich schließlich die O_2-Aufnahme asymptotisch einem kontinuierlichen Niveau (steady state). Ein derartiges Niveau bedeutet ein Gleichgewicht zwischen Sauerstoffversorgung und O_2-Bedarf. Es ist lediglich vom zeitlichen Eintritt der Ermüdung abhängig, ob das kontinuierliche Stadium erreicht wird oder nicht; bei schwerer Arbeit erfolgt die Ermüdung, bevor der steady state erreicht wird, also noch zur Zeit des ansteigenden O_2-Verbrauchs. Bei sehr schwerer Arbeit tritt auch ein kurzes kontinuierliches Stadium der O_2-Aufnahme ein, aber dies entspricht hier der maximal möglichen O_2-Aufnahme und bedeutet keinen Gleichgewichtszustand. Eine derartige Arbeit kann daher nur sehr kurze Zeit durchgehalten werden. In diesem Falle kommt es zu dem bei der betreffenden Arbeit überhaupt maximal möglichen Erholungsrückstand.

HILL und Mitarbeiter legten den beschriebenen Vorgängen folgende Deutung zugrunde: Der O_2-Verbrauch während und nach der Arbeit beruht auf der oxydativen Beseitigung der bei der Arbeit gebildeten M.S. Jedes Arbeitsäquivalent entspricht dabei dem gleichen Anteil von gebildeter M.S. Dabei wird diejenige M.S., die nicht während der Arbeit beseitigt wird, in der Erholung beseitigt. Solange der O_2-Verbrauch ansteigt, wächst auch die Menge der sich anhäufenden M.S. und dementsprechend die Größe des „oxygen-debts". Erst beim steady state befinden sich gebildete und verschwindende M.S. im Gleichgewicht, d. h. eine M.S.-Anhäufung und entsprechende Vergrößerung des debt findet nur bis zum Erreichen des steady state statt; hier bleiben beide Größen auf der erreichten Höhe konstant. Die Höhe des O_2-Verbrauchs im steady state muß dabei der Menge der pro Zeiteinheit sich bildenden M.S. proportional sein, d. h. aus der Höhe des O_2-Verbrauchs im steady state pro Minute ergibt sich auch der für die Arbeit überhaupt charakteristische O_2-Verbrauch pro Minute. Andererseits kann man den charakteristischen O_2-Verbrauch auch berechnen, indem man die gesamte Menge des O_2, der bei Arbeit *und* Erholung über dem Ruheniveau aufgenommen wird, durch die Arbeitsdauer dividiert. Beide Größen müssen dann übereinstimmen. Es müssen also bei der schematischen Abb. 276 die schraffierten Integrale gleich sein. In der Tat konnten HEBESTREIT und Verfasser[5] diesen letztgenannten Befund von HILL bestätigen.

---

[1] REIN: Vortr. Internat. Physiol. Kongr. XIII, 1929. Boston.
[2] GANTER: Arch. f. exper. Path. u. Pharm. 129, 1928.
[3] HANSEN: Dies. Handbuch 15 II.
[4] HILL, LONG u. LUPTON: Zitiert auf S. 740.
[5] HEBESTREIT u. SIMONSON: Bisher unveröffentlicht.

Der O_2-Bedarf, der der während der Arbeit gebildeten M.S. entspricht (Oxygen-Requirement), wird bei mäßiger Arbeit zum größten Teil *während* der Arbeit selbst, bei schwerer zum größten Teil *nach Beendigung* derselben gedeckt. Das Verhältnis von Sauerstoffbedarf und Sauerstoffaufnahme während und nach der Arbeit zur Schwere der Arbeitsleistung geht aus einem von Hill, Long und Lupton[1] entworfenen Schema (s. Abb. 277) hervor. Es läßt sich in einem entsprechenden Schema nach Simonson zeigen, daß in ähnlicher Weise bei gleich starker, aber verschiedener langer Arbeitsleistung der Anteil des Erholungssauerstoffs um so größer ist, je kürzer die Arbeitsleistung ist, vgl. Tab. 13 a u. b. Obwohl die oxydative M.S.-Beseitigung nicht den alleinigen zugrunde liegenden Vorgang darstellt (s. S. 744), könnte das Hillsche Schema noch in der Weise aufrechterhalten werden, daß statt des genau definierten chemischen Vorgangs ganz allgemein von oxydativer Wiederaufladung der sich bei Arbeit entleerenden Energiespeicher gesprochen wird.

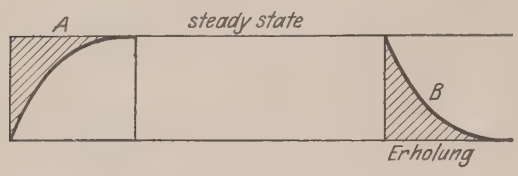


Abb. 276. (Erklärung im Text.)

Hebestreit und Verfasser[2] fanden nun in bisher unpublizierten Versuchen (unter Beteiligung von O. Niemzowa und S. Schemel), daß die tatsächlichen Vorgänge bei der O_2-Aufnahme bei körperlicher Arbeit komplizierter sind, als das von Hill angegebene Schema zeigt.

Bei verschiedener Dauer der gleichen Arbeit darf nach Hill die absolute Größe des O_2-Verbrauchs bzw. Cal-Verbrauch für die Arbeitseinheit sich nicht ändern, vielmehr nur allein der Anteil von Erholungs- und Arbeits-O_2-Verbrauch in der oben beschriebenen Richtung.

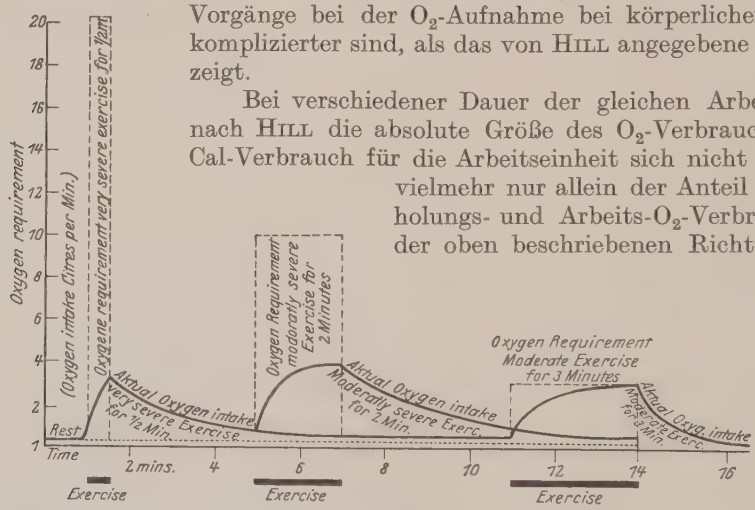


Abb. 277. Das Schema soll die Bedeutung des „Sauerstoffbedarfs" (oxygen-requirement) und die Unterscheidung zwischen „Sauerstoffbedarf" und Sauerstoffaufnahme (oxygen-intake) illustrieren. Die Fläche eines „Sauerstoffbedarf-Rechtecks" (gestrichelt) ist, gemäß der Definition, die gleiche wie die der totalen Sauerstoffaufnahme während Arbeit und Erholung (ausgezogen). Jede Kurve bezieht sich auf die Steigerung des Sauerstoffverbrauchs gegenüber dem Ruheverbrauch (Nullinie). Drei Arbeitsperioden von verschiedener Schwere.

Wir sehen dabei von der Wirkung der Ermüdung ab, die bei länger anhaltender Arbeit eine Erhöhung des Energieverbrauchs pro Arbeitseinheit bewirkt, wie schon von Zuntz beschrieben wurde.

Wir fanden bei einer größeren Versuchsreihe an 5 Vpn. übereinstimmend, daß sich bei verschiedener Arbeitsdauer der Wirkungsgrad der ausgeführten Arbeit in außerordentlicher Weise veränderte, und zwar im entgegengesetzten

[1] Hill, Long u. Lupton: Zitiert auf S. 740.
[2] Simonson u. Hebestreit: Klin. Woch. **1929**.

Sinn wie bei der Ermüdung; die cal/mkg waren um so höher, je kürzer die Arbeitsdauer.

Als Arbeitsleistung diente der horizontale Zug am Arbeitssammler nach Dabis bei verschiedener Körperstellung und das Herauf- und Herabsteigen an einer Stufe.

Tabelle 13a. Arbeitsdauer 2 Min., 30 Hebungen.

Versuchsperson	Datum	Spez. Arb.-Cal.			Anteil in %	
		Total	Arbeit	Erholung	Arbeit	Erholung
E. S.	18. VI.	10484	5189	5295	49	51
	21. VI.	10647	5134	5513	49	51
	24. VI.	10601	5766	4835	55	45
	M.W.:	10574	—	—	51	49
O. R.	14. VI.	10432	4075	6348	39	61
	23. VI.	9038	3686	5352	41	59
	1. VI.	9539	3692	5847	39	61
	M.W.:	9667	—	—	40	60
F. R.	14. VI.	10658	5579	5079	52	48
	23. VI.	8758	4660	4098	53	47
	M.W.:	9708	—	—	52,5	47,5

Tabelle 13b. Arbeitsdauer 1 Min., 15 Hebungen.

Versuchsperson	Datum	Spez. Arb.-Cal.			Anteil in %	
		Total	Arbeit	Erholung	Arbeit	Erholung
E. S.	9. VI.	5948	2183	3765	37	63
	22. VI.	5398	2212	3186	41	59
	M.W.:	5673	—	—	39	61
O. R.	9. VI.	5229	1326	3903	25	75
	20. VI.	4720	1198	3522	25	75
	M.W.:	4975	—	—	25	75
F. R.	11. VI.	5747	1907	3840	33	67
	17. VI.	4890	1764	3126	36	64
	M.W.:	5319	—	—	34,5	65,5

(Entnommen Pflügers Arch. **215**, 733, Tabelle 10a und b.)

Tabelle 14 zeigt in einigen typischen Versuchen die Veränderung des Wirkungsgrades (bzw. cal/mkg) bei Ausführung derselben Arbeit bei einer Dauer von 2, $1^1/_2$, 1 und 0,5 Minuten.

Aus Tabelle 14 ist ersichtlich, daß die cal/mkg rapid mit der Arbeitsdauer abnehmen, und zwar sind die Veränderungen am größten bei den kurzen Zeiten. So findet sich beim Vergleich einer Arbeitsdauer von 0,5 zu 2,0 Minuten eine Verbesserung des Wirkungsgrades bis 100% und darüber. Die Unterschiede im Gang des Wirkungsgrades beim Vergleich von 1:10 Minuten Arbeitsdauer sind geringer, aber immer noch beträchtlich. Man kann sagen, daß die Veränderungen des Wirkungsgrades mit der Arbeitsdauer größer sind als bei den meisten bisher bekannten Einwirkungen auf den Wirkungsgrad durch Veränderung der Stellung, Belastung, Tempos usw. bei verschiedenen Arbeitselementen.

Die große Regelmäßigkeit, mit der sich die Veränderungen des Wirkungsgrades mit der Arbeitsdauer an einem großen Material ergeben (es wurden über 300 Arbeitsversuche ausgeführt), zeigt, daß es sich um eine allgemeine biologische Gesetzmäßigkeit handelt. *Wir können schließen, daß sich im Anfangsstadium der Arbeit andere chemische Prozesse abspielen müssen als bei Fortsetzung der gleichen Arbeit.*

Der O_2-Verbrauch wurde dabei aus der Summe des Arbeits- und Erholungsverbrauchs bestimmt. Es muß also entweder die O_2-Aufnahme während oder

Tabelle 14.

Vp.	Bel.	Tempo Hübe/Min.	Stellung	cal/mkg			
				0,5	1,0	1,5	2,0
				Minuten Arbeitsdauer			
Ne.	10	20	st. g.	46,5	27,5	25,0	24,5
He.	10	30	st. g.	49,1	43,7	35,1	27,5
He.	10	30	st. g.	42,1	36,3	36,1	27,0
He.	10	30	s. Sch.	38,4	33,8	24,3	20,7
Ha.	10	30	st. g.	42,8	29,9	26,0	24,4
Sch.	10	20	st. g.	42,3	34,6	30,6	25,1
Sch.	10	20	s. Sch.	43,7	30,9	20,6	19,6
				1	3	6	10
				Minuten Arbeitsdauer			
Ne.	10	20	st. g.	25,2	21,0	17,9	
He.	10	30	st. g.	25,3	23,7	20,6	17,7
He.	10	30	s. Sch.	25,4	21,8	19,3	18,5
Ha.	10	30	st. g.	28,5	24,3	22,8	21,3
Sch.	10	20	st. g.	33,4	24,3	23,2	22,3
Sch.	10	20	s. Sch.	37,0	20,5	18,8	17,4
Sch.	20	15	s. Sch.	24,2	20,7	20,5	18,1

Steilung st. g. = stehend mit geschlossenen Füßen; s. Sch. = sitzend mit Brustschild.

nach der Arbeit bei kurzer Arbeitsdauer relativ zu hoch sein. Die Versuche ergaben, daß die O_2-Aufnahme bei körperlicher Arbeit vom Anbeginn an durchaus kontinuierlich ansteigt, und daß der hohe Arbeitsverbrauch bei kurzer Arbeitsdauer ausschließlich darauf zurückzuführen ist, daß der Erholungsrückstand hier viel größer ist, als nach Hill zu erwarten wäre. Man kann also sagen, daß im Anfang der Arbeit, wenn die O_2-Versorgung der Muskulatur noch nicht optimal ist, sehr viel Zwischenprodukte gebildet werden, die in der Erholung beseitigt werden und die Größe des Erholungsrückstandes bedingen. Natürlich ist außerdem ein debt im Hillschen Sinne anzunehmen. Daß es sich aber beim Erholungsrückstand nicht allein um eine bloße Verschiebung des debt-Anteils bei kurzer Arbeit handelt, beweist die Verschlechterung des Wirkungsgrades. Nur die Bildung von Intermediärsubstanzen, die in der Erholung herunterbrennen, kann einen derartigen Energieverlust erklären.

Hiermit stehen auch noch andere Tatsachen in Übereinstimmung. Nach Hill müßte das debt (Erholungsrückstand) anwachsen, solange der O_2-Verbrauch noch ansteigt. Es läßt sich zeigen, daß das nicht der Fall ist. Der weitaus größte Teil des debt ist bei unserer Standardarbeit schon nach den ersten beiden Arbeitsminuten erreicht.

Etwa bei der dritten Arbeitsminute erreicht der Erholungsrückstand die definitive Höhe, während der steady state erst ca. in der 5. bis 6. Minute erreicht

wird. Es zeigt sich also, daß die Bildung der Intermediärprodukte nicht mehr erfolgt, wenn die O_2-Versorgung der Muskulatur eine bestimmte Höhe erreicht hat. In etwa der Hälfte unserer Fälle fanden wir sogar, daß der Erholungsrückstand bei Fortdauer der Arbeit abnimmt. Die Versuche wurden derart angestellt, daß am gleichen Tage mehrere Versuche von verschiedener Arbeitsdauer miteinander verglichen wurden. Tabelle 15 zeigt einige typische Versuche:

Tabelle 15.

Vp	Tempo	Bel. kg	cm³ Erholungsrückstand			
			1	3	6	10
			Minuten Arbeitsdauer			
Ne.	20	10	454	**815**	785	—
He.	30	10	700	**1295**	1149	1035
He.	30	10	712	**1347**	1181	**1510**
Ha.	30	10	740	1210	**1710**	1435
Sche.	20	10	650	**1232**	720	764
Sche.	20	10	**749**	684	714	719
Sche.	20	10	509	802	**1155**	692

In einigen Fällen steigt bei der langen Arbeitsdauer der Erholungsrückstand wieder an, was zweifellos auf einem Ermüdungseffekt beruht; nach 10 Minuten Arbeit war meist die Ermüdungsgrenze erreicht. Der Höhepunkt des Erholungsrückstandes liegt in den in Tabelle 15 dargestellten Versuchen zumeist in der 3. Arbeitsminute. Wir fanden sogar in einigen Fällen bereits bei 1 Minute einen größeren Erholungsrückstand als nach $1^1/_2$ Minuten, wie aus Tabelle 16 hervorgeht.

In weiteren Versuchen, die bei mäßigerem Tempo im steady state von 20 Arbeitsminuten ausgeführt wurden, ergaben sich sehr niedrige Werte des Erholungsrückstandes im Vergleich zu den anderen Versuchen. Aus allen diesen Ergebnissen folgt, daß die in den ersten Arbeitsminuten infolge der relativen Anoxybiose sich anhäufenden Zwischenprodukte mit verbrennen, sowie die O_2-Versorgung besser ist, d. h. sowohl in der Phase des ansteigenden O_2-Verbrauchs wie im steady state.

Tabelle 16.

Vp.	Erholungsrückstand cm³	
	1	1,5
	Min.	
He.	1200	880
	700	660
	1245	1120
	1035	1010
Sche.	795	680
	776	689

Eine besonders gute Stütze für die Richtigkeit unserer Anschauungen sehen wir in der Wirkung der *Pausen* auf die Höhe der cal/mkg. Es wurde im vorhergehenden Abschnitt gezeigt, daß vorangegangene kurze Arbeit von günstigem Einfluß auf die Erholung bei nachfolgender Arbeit ist. Dies wurde zurückgeführt auf die Erweiterung der Blutgefäße, die die Rückkehr des O_2-Verbrauchs zum Ruheniveau überdauert. Die nachfolgende Arbeit stößt dann auf günstigere Zirkulationsbedingungen. Falls diese Annahme richtig ist, muß auch ein Einfluß von Pausen auf den Wirkungsgrad vorhanden sein, d. h. bei kürzeren Pausen muß der Wirkungsgrad nachfolgender Arbeit günstiger sein als bei längeren. Die Ursache liegt darin, daß bei den günstigeren Zirkulationsbedingungen von vornherein weniger Zwischenprodukte gebildet werden, die ja gerade für das relativ anaerobe Stadium charakteristisch sind. Infolgedessen muß bei kurzen Pausen auch der Erholungsrückstand geringer sein.

Die Versuche wurden derart angestellt, daß 10 kg in horizontalem Zuge 30mal in 1 Minute gehoben wurden, wobei die die Arbeitsleistungen trennenden Pausen von 10—30 Minuten variiert wurden.

Tabelle 17.

Vp.		10 Min. Pause	20 Min. Pause	30 Min. Pause
	cal/mkg	22,5	23,6	23,7
Ne.	Erholungsrückstand	608	715	776
	cal/mkg	21,8	20,4	23,3
Ne.	Erholungsrückstand	668	687	708
	cal/mkg	21,3	23,8	26,0
Ne.	Erholungsrückstand	635	720	823
	cal/mkg	27,1	27,0	27,1
Sch.	Erholungsrückstand	623	367	790

Die Unterschiede im Wirkungsgrad sind hier zwar nicht sehr beträchtlich, da es sich ja um absolut die gleiche Arbeit handelt, doch ist der Gang im Wirkungsgrad und im allgemeinen auch im Erholungsrückstand unverkennbar.

Es ist theoretisch von Interesse, ob der Erholungsrückstand nach dem steady state ausschließlich aus dem oxygen-debt nach Hill besteht oder ob auch dabei noch die Beseitigung von Intermediärprodukten mitspielt. Da bei der Arbeit ja die Intermediärprodukte bereits herunterbrennen, wäre es ja durchaus denkbar, daß nach längerem steady state nur noch das wahre oxygen-debt zurückbleibt. Dann dürfte nach längerer Arbeitsdauer kein Einfluß von verschiedener Pausenlänge auf den Wirkungsgrad vorhanden sein. Versuche ergaben jedoch, daß auch dann noch ein günstiger Einfluß kurzer Pausen nachweisbar ist; man kann also auch nach Erreichen des steady state dem Nachverbrauch nicht einen einheitlichen Oxydationsvorgang zugrunde legen.

Es wurde darauf hingewiesen, daß beim steady state die Hillsche Angabe von uns bestätigt werden konnte, daß sich die Integrale des Erholungsrückstandes und der Ergänzung des Defizits in der ansteigenden Phase gleich sind (siehe Abb. 276). Dieser Befund spricht nicht gegen unsere Deutungen; der Anteil des Erholungsrückstandes macht ja am Gesamtverbrauch um so weniger aus, je länger die Arbeit dauert, beim steady state also nur noch sehr wenig. Es läßt sich rechnerisch zeigen, daß der Wirkungsgrad bei einer Arbeit im steady state, berechnet aus der Summe des Arbeits- und Erholungsverbrauchs, sich nur innerhalb der methodischen Fehlergrenzen verändert, wenn wir willkürlich die Größe des Erholungsrückstandes in so erheblicher Weise verändern, wie die in unseren Versuchen überhaupt maximal vorkommenden Schwankungen betragen.

Auf die Bedeutung der Pausenversuche für die Arbeitsphysiologie sei nur kurz hingewiesen. Es zeigt sich übereinstimmend mit Versuchen im praktischen Betriebe, daß nicht lange Pausen die optimalen sind. Physiologisch läßt sich indirekt schließen, daß bei unserer Arbeitsleistung die Erweiterung der Capillaren nach ca. 30 Minuten reversibel ist. Es ist von großem Interesse, daß Marschak (persönliche Mitteilung) die Hauttemperatur nach der Arbeit über den Arbeitsmuskeln nach 30—50 Min. erhöht findet.

Vom Verfasser wurde früher versucht, die Kurve des ansteigenden O_2-Verbrauchs bei der Arbeit und des Abfalls in der Erholung in mathematischem Zusammenhang zu bringen. Es wurde dabei vom Boden der Hillschen Theorie ausgegangen, nach welcher der O_2-Verbrauch von der M.S.-Konzentration abhängig ist. Dabei wurde folgende Formel für die Anhäufung der M.S. und damit auch für das Anwachsen des Erholungsrückstandes festgelegt:

$$c = \frac{K}{Rk'}(1 - e^{-Rk' \cdot t}),$$

wobei K die M.S.-Bildung pro Zeit und Rk′ die Oxydationsgeschwindigkeit während der Arbeit darstellt.

Hierbei ist der Faktor der Bewegung noch nicht berücksichtigt. Auf Grund der angegebenen Formel kann nun ein theoretischer Wert für den Erholungsrückstand (= c oder Cal A) berechnet werden, wie er nämlich vorhanden sein müßte, wenn die Bewegung als restitutionsändernder Faktor nicht vorhanden wäre. Durch Vergleich mit dem in der Erholungsperiode tatsächlich gefundenen Erholungsrückstand erhält man eine Differenz, die auf die Restitutionsänderung durch die Bewegung zurückzuführen ist. Aus der Größe der Differenz und ihrem positiven oder negativen Wert kann auf ein Überwiegen der dynamischen oder statischen Komponente geschlossen werden (s. Tab. 18).

Tabelle 18. Große Arbeitsleistung.

Versuchsperson	Datum 1926	Rk	Cal A wirklicher Wert	Cal A berechnet	Differenz
E. S.	18. VI.	0,39	5295	7260	1965
	21. VI.	0,41	5513	7126	1613
	24. VI.	0,42	4835	7038	2203
O. R.	23. VI.	0,50	5352	5571	219
	29. VI.	0,50	4872	5236	364
F. R.	14. VI.	0,63	5079	5978	899
	3. VII.	0,64	3522	4735	1213

(Entnommen Pflügers Arch. **215**, 736, Tabelle 11.)

Die Grundlage für eine derartige Berechnung ist nun insofern verschoben, als es sich gezeigt hat, daß der Erholungsrückstand infolge der massenhaften Bildung von Zwischenprodukten im Anfang der Arbeit weit schneller ansteigt als nach dem HILLschen Schema. Bei kurzer Arbeit würden berechnete und gefundene Werte von c bzw. Cal A sich ganz anders verhalten als bei längerer, obwohl der Bewegungstyp der gleiche bleibt. Trotzdem bleibt die Formel insofern anwendbar, als *bei gleicher Arbeitsdauer* bei dynamischer Arbeit die Werte des Erholungsrückstandes kleiner sein müssen als bei statischer Arbeit; man würde also nicht absolute, sondern nur relative Werte bekommen.

Um die Fehlerquellen der verschiedenen Arbeitsdauer weitgehend auszuschalten, ist es notwendig, der Formel den steady state zugrunde zu legen. Man kann dann die Oxydationsgeschwindigkeit während der Arbeit (Rk′) mit der Erholungsgeschwindigkeit (Rk) nach der Arbeit vergleichen. Die Oxydationsgeschwindigkeit Rk′ ist dabei weitgehend vom Bewegungstyp abhängig; bei statischer Arbeit ist die Möglichkeit der O_2-Aufnahme geringer als bei dynamischer, d. h. das Verhältnis von $\frac{Rk'}{Rk}$ ist um so größer, je geringer der statische Arbeitsanteil ist. Daß ein derartiger Vergleich im steady state möglich ist, ergibt sich daraus, daß der Erholungsrückstand sich nur wenig und in keiner eindeutigen Weise nach dem Erreichen des steady state ändert.

Für die Berechnung der Rk′ ergibt sich dabei noch folgende Vereinfachung: der Ausdruck $c = \frac{K}{Rk'}(1 - e^{-Rk' \cdot t})$ strebt mit wachsender Zeit dem Werte $c = \frac{K}{Rk'}$ asymptotisch zu. Im steady state, d. h. ca. 4—7 Minuten nach Beginn der Arbeit, dürfte dieser Wert praktisch erreicht sein. Es ergibt sich dann $Rk' = \frac{K}{c} = \frac{O_2/\text{min}}{\text{Erholungsrückstand}}$.

Einfluß des Arbeitstyps auf die Geschwindigkeit der O_2-Aufnahme während und nach der Arbeit.

Die Oxydationsgeschwindigkeit Rk′ während der Arbeit wird, wie beschrieben, sehr maßgeblich durch den Anteil einer statischen Komponente beeinflußt. Da die Beseitigung des statischen Arbeitsanteils arbeitsphysiologisch sehr wichtig ist, hätten wir im Vergleich der Rk′ und Rk (Oxydationsgeschwindigkeit nach beendeter Arbeit) die Möglichkeit zur Beurteilung der Ausführungsart einer Arbeit; und zwar ist eine Ausführungsart um so günstiger zu beurteilen, je höher die Rk′ liegt.

Beim Vergleich der Höhe zwischen Rk′ und Rk ist zu berücksichtigen, daß die Schwankungsbreite der Rk selbst exponential ansteigt, also ein linearer Vergleich nicht möglich ist.

Die Untersuchungen beim Formen ergaben, daß stets die Rk′ über der Rk liegt, woraus auch der restitutionsfördernde Einfluß der Bewegung hervorgeht. Bestimmung der Rk und Rk′ bei einzelnen Arbeitselementen ergab nebenstehende Werte (Tab. 19 gekürzt).

Tabelle 19.

Arbeitstyp	Rk	Rk′ (=K/c)
Schlagen	1,5	1,26
Hochhebeln . . .	0,69	1,11
Schaufeln	0,64	1,12
Stampfen	0,61	0,79
Zughebel	0,52	0,97
Transport . . .	0,48	0,71

In den bezeichneten Arbeitselementen liegt nun die Rk′ um so niedriger, je größer der statische Anteil ist. Beim Schlagen, welches eine fast reine Bewegungsarbeit darstellt, ist demnach die Rk′ am günstigsten, desgleichen beim Schaufeln, und auch hier ist ja die statische Durchsetzung verhältnismäßig gering. Auch die Bedienung der Zughebelpresse (Rk′ 0,97) stellt eine vorwiegend dynamische Arbeit dar. Am niedrigsten liegt die Rk′ beim Stampfen des Formsandes mit einem Handstempel und beim Transport. Im Vergleich zu den anderen Arbeitselementen ist hier die statische Komponente weit größer, und zwar besonders beim Transport. Es scheint also tatsächlich die Höhe der Rk′ ein Maßstab für die Beteiligung einer statischen Komponente bei der Arbeit zu sein.

Nach den gleichen Versuchen (von denen in Tab. 19 nur ein kleiner Anteil enthalten ist) besteht eine deutliche Beziehung zwischen der Höhe der Rk und der Rk′. Hohen Rk entsprechen für gewöhnlich auch hohe Rk′; nach Spearman berechnet, ergibt sich aus einer Versuchsreihe von 16 Versuchen eine genügende Korrelation von $\varrho = 0{,}64$; bei einer zweiten Versuchsreihe von 8 Versuchen die sehr gute Korrelation von $\varrho = 0{,}90$. Hieraus würde die bedeutungsvolle Tatsache hervorgehen, *daß die Restitutionsbedingungen während der Arbeit selbst von Einfluß sind auch auf die Restitutionsbedingungen nach der Arbeit.* Die Gründe hierfür liegen wohl darin, daß der günstige Einfluß der Bewegung auf die Zirkulation auch noch nach Beendigung der Arbeit wirksam ist. Tatsächlich muß ja das Minutenvolumen im Anfang der Erholung um so höher sein, je höher es während der Arbeit ist.

Als weiterer Faktor muß noch die Verteilung des O_2-Defizits auf die zur Arbeit herangezogene Muskelmasse wirksam sein: Auf eine je größere Muskelmasse sich das O_2-Defizit erstreckt, um so geringer ist das O_2-Defizit jeder einzelnen Muskelzelle und um so leichter ist dessen Deckung. So beobachtete Verfasser in mehreren 100 Versuchen beim Kniebeugen eine durchschnittliche normale Rk_3 von 0,5, beim horizontalen Zug eine solche von 0,3. Der Unterschied ist mindestens zum Teil darauf zurückzuführen, daß die Masse der Beinmuskeln viel größer ist als die der Armmuskeln. In Übereinstimmung damit stehen Untersuchungen von Viale[1], wonach Arbeit bei Verwendung größerer Muskelmassen trotz größeren

[1] Viale: Arch. di Biol. **76**, 14 (1926).

Energieverbrauchs weniger ermüdend wirkt als Beschränkung auf möglichst wenige Muskeln unter geringerem Energieverbrauch.

Grenze der körperlichen Leistungsfähigkeit.

Ermüdung, Training.

Hill gab zur Erläuterung seines Schemas an, daß der Muskel nach dem Prinzip eines Akkumulators arbeitet. Der Arbeitsprozeß selbst ist durch die Entladung des Systems gekennzeichnet und die maximal mögliche Arbeitsleistung durch die maximal mögliche Entladung.

Die Geschwindigkeit der Aufladung ist bei maximalen Arbeitsleistungen dagegen begrenzt durch die maximale O_2-Aufnahme, die beim Menschen nach Untersuchungen von Hill, Long und Lupton[1] ungefähr 4,0 l/min entspricht. Würde der Körper nun, wie man noch vor kurzem annahm, nach dem Prinzip einer kalorischen Maschine arbeiten, so würde zur Arbeitsleistung nur die Energie zur Verfügung stehen, die der maximalen O_2-Aufnahme von 4 l pro Minute entspricht, also etwa 20 Calorien. Dieser Energiebetrag ist so gering, daß der Körper gar nicht in der Lage wäre, schwere Arbeitsleistungen zu vollführen. Es erweist sich vielmehr geradezu als notwendig für den Organismus, über einen Energiespeicher zu verfügen, aus dem innerhalb kurzer Zeit große Mengen von Energie freigesetzt werden können, die hernach durch die langsameren oxydativen Aufladungsprozesse wieder ergänzt werden. Wie Hill ausführt, gleicht hierin der Muskel einem Akkumulator von geringem inneren Widerstand und relativ hoher Kapazität, der rasch entladen und nachher wieder langsamer aufgeladen werden kann. Nach den Untersuchungen von Hill, Long und Lupton[1] am Laufen macht die maximale Entladung des Muskelakkumulators einen Energiebetrag frei, der durch einen Sauerstoffverbrauch von 30 l/min oder mehr gedeckt wäre; da die maximal mögliche O_2-Aufnahme nur 4 l/min beträgt, so kann die Energieentwicklung des Muskels etwa 8mal größer sein als der möglichen gleichzeitigen O_2-Zufuhr entspricht. Diese Grundvorstellungen behalten auch ihre Richtigkeit, obwohl O_2-Verbrauch und Aufladung des Systems nicht gleichzusetzen ist. Der O_2-Verbrauch stellt, wie gezeigt wurde, zum Teil lediglich einen Energieverlust dar. Auf jeden Fall muß das Vorhandensein von Energiespeichern im Sinne Hills angenommen werden, gleichviel, in welcher Weise der Abbau und Aufbau der Energie erfolgt.

Nach Sargent[2] läßt sich aus dem maximalen Erholungsrückstand (= maximale Entladung) und dem allmählichen Anstieg der O_2-Aufnahme bis zum Maximum der Aufnahmefähigkeit die bei einer bestimmten Dauer des Laufes insgesamt verfügbare O_2-Menge (d. h. Menge Entladungsenergie) bestimmen. Naturgemäß werden sich hierbei für verschiedene Geschwindigkeiten verschiedene Werte ergeben — je geringer die Geschwindigkeit ist, um so länger dauert es, bis das Maximum des Erholungsrückstandes erreicht ist, um so länger kann die Arbeit ausgeführt werden. Aus den Versuchsergebnissen beim Laufen kann man ersehen, welchen Geschwindigkeiten die berechneten Werte entsprechen. Durch Multiplikation der Geschwindigkeit mit der zugrunde gelegten Zeit erhalten wir die Strecke, über welche die Vp. in dieser Zeit bei äußerster Anstrengung und gleichbleibender Geschwindigkeit zu laufen vermag. Ein Vergleich dieser theoretisch gefundenen Werte mit den tatsächlichen Bestleistungen der Vp. ergab gute Übereinstimmung. Hieraus läßt sich der wichtige

---

[1] Hill, Long u. Lupton: Zitiert auf S. 740.
[2] Sargent: Proc. roy Soc. **100**, 10 (1926).

Schluß ziehen, daß tatsächlich die maximale Höhe des Energieverbrauchs für die Grenze athletischer Höchstleistung maßgeblich ist.

Aus diesen Versuchen läßt sich weiterhin schließen, daß bei schwerer körperlicher Arbeit die Ermüdungsschwelle zusammenfällt mit dem Höchstmaß der Entladung der Energiespeicher (maximaler Erholungsrückstand, oxygen-debt).

Hill, Long und Lupton[1] nahmen an, daß die Ermüdung durch die Anhäufung der M.S. bedingt sei. Es kann gewiß sehr wohl die Anhäufung der M.S. eine wesentliche oder vielleicht sogar die wesentliche Ursache der Ermüdung sein, da sie allein von allen bei der Arbeit gebildeten Spaltprodukten sich in nennenswerter Weise anhäuft und ins Blut übertritt. Man kann sich vielleicht auch vorstellen, daß der Ermüdung bei körperlicher Arbeit nicht eine einzelne chemische Substanz zugrunde liegt, sondern daß es verschiedene zur Ermüdung führende Vorgänge gibt (vgl. Beitrag Wachholder S. 587). Hill, Long und Lupton[1] beobachteten, daß körperliche Arbeit nur bis zu einem bestimmten Grad der M.S.-Anhäufung im Blute (ca. 100 mg%) bzw. zu einem maximalen Erholungsrückstand (beim Laufen ca. 8—12 l) ausgeführt werden kann. Man kann sich vielleicht vorstellen, daß die weitere Entladung des Systems durch die Anhäufung von M.S. bzw. die dadurch erhöhte cH oder auch durch andere Spaltprodukte gehemmt wird.

Versuche von Hill, Long und Lupton[1] ergaben, daß bei Einatmung O_2-reicher Luftgemische (50%) die Arbeit bis zu weit größerer M.S.-Anhäufung (200 mg%) und weit größerem Erholungsrückstand (18 l O_2) betrieben werden kann. Den größeren Grad der Arbeitsmöglichkeit führt Hill in Ermangelung anderer Gründe auf eine zentrale Komponente zurück: Das Zentralnervensystem wird widerstandsfähiger gegen die Anhäufung der M.S. und ihre Folgeerscheinungen. Hieraus wurde dann der Eintritt der Ermüdung als Schädigung des Zentralnervensystems durch die Anhäufung der M.S. hervorgehen. Mit gleicher Berechtigung könnte man allerdings auch schließen, daß das bekanntlich gegen O_2-Mangel besonders empfindliche Zentralnervensystem bei Atmung O_2-reicher Luftgemische widerstandsfähiger gegen das O_2-Defizit wird. In diesem Zusammenhang sei auf die Versuche von Horiuchi[2] hingewiesen, nach denen bei Hunden im Verlauf einer länger fortgesetzten Arbeit, die als Ausdruck der Ermüdung anzusprechende Zunahme des O_2-Verbrauchs um so eher eintritt und um so höhere Werte erreicht, je stärker die *Blutversorgung des Gehirns* durch Abdrosselung der Carotiden behindert ist. Funktionell besteht freilich wohl kein wesentlicher Unterschied, ob das Zentralnervensystem durch die Anhäufung der M.S. oder durch das O_2-Defizit geschädigt wird. Beide Vorgänge führen zur Erhöhung der cH im Zentralnervensystem; auch die CO_2-Anhäufung ist in gleicher Weise wirksam. Bei Annahme einer zentralen Komponente bei Ermüdung auch nach kurzer, schwerer Arbeit ist also wohl die Erhöhung der cH im Zentralnervensystem die wesentliche Ursache, zu deren Zustandekommen sowohl M.S.- wie CO_2-Anhäufung wie O_2-Defizit beitragen. Wenn man versucht, den Einfluß der Atmung O_2-reicher Luft ohne Zuhilfenahme einer zentralen Komponente zu erklären, so müßte man wohl annehmen, daß das Ausmaß der durch M.S.-Anhäufung bzw. Erhöhung der cH oder andere Vorgänge gehemmten Entladung der Energiespeicher durch die O_2-Sättigung des Milieus in positiver Weise beeinflußt wird, d. h. daß bei reichlicher O_2-Versorgung eine größere Entladung möglich ist.

Eine wesentliche Einschränkung der Rolle der M.S. für die Ermüdung bilden die beachtenswerten Versuche von Embden und Jost[3]; bei Ermüdung

[1] Hill, Long u. Lupton: Zitiert auf S. 740. [2] Horiuchi: Arb.physiol. **1**, 1928.
[3] Embden u. Jost: Z. physikal. Chem. **165**, 224 (1927).

durch elektrische Reizung fanden sich bei ihrer Versuchsanordnung im ermüdeten Muskel stets geringere M.S.-Werte als im unermüdeten korrespondierenden Muskel der anderen Seite. Selbstverständlich spielen bei Betrachtung der maximalen Höchstleistung auch psychische Vorgänge eine wesentliche Rolle; der Grad, bis zu dem körperliche Erschöpfung betrieben werden kann, ist persönlich sehr verschieden und wechselt auch bei der einzelnen Vp. je nach Stimmung, Anreiz usw. Bei der akuten Ermüdung spielt neben der Anhäufung der Milchsäure auch — nach den Untersuchungen von GOLDBERG, LEPSKAJA und HALPERIN[1] — die Anhäufung von Produkten des Stickstoff- und Phosphorzerfalls in einer Reihe lebenswichtiger Organe eine maßgebende Rolle. In einer Reihe von Fällen lassen sich auch histologische Veränderungen nachweisen (Koagulationsnekrosen am Schenkelmuskel der Kaninchen).

Auf die Wichtigkeit genügender O_2-Versorgung bei körperlicher Arbeit wurde bereits hingewiesen; es wurde gezeigt, daß die Art der chemischen Umsetzungen weitgehend von der O_2-Versorgung abhängen.

Bei ungenügender O_2-Versorgung, d. h. vorwiegend im Anfangsstadium körperlicher Arbeit, ist der Energieverlust weit größer als in den späteren Stadien.

Die Funktionstüchtigkeit des Körpers für maximale körperliche Leistung wird demnach durch die Funktionstüchtigkeit aller Organe bestimmt, die bei der O_2-Versorgung des Körpers beteiligt sind. Die schönen Versuche von HERBST[2] bestätigen die zuerst von HILL hervorgehobene Bedeutung der maximalen O_2-Aufnahme für die körperliche Leistungsfähigkeit. Je mehr O_2 während der Arbeit aufgenommen werden kann, um so langsamer erfolgt die Erschöpfung der Energiespeicher, die schließlich zur Ermüdung führt.

HERBST[2] bestimmte an 18 Vpn. die körperliche Leistungsfähigkeit im 3000 m-Lauf. Die beobachteten Geschwindigkeitdifferenzen, die zwischen 10,88 und 12,95 Minuten variieren, entsprechen den Unterschieden körperlicher Leistungsfähigkeit. Aus den Versuchen von HERBST[2] läßt sich nun nach SPEARMAN zwischen dem Anteil des während der Arbeit aufgenommenen O_2 und der Leistungsfähigkeit die gute Korrelation von $\varrho = 0{,}69$ berechnen.

Eine sehr schlechte Korrelation besteht zwischen der gesamten O_2-Aufnahme pro kg Körpergewicht und der Leistungsfähigkeit ($\varrho = 0{,}31$). Dies liegt wohl zum Teil daran, daß die gesamte O_2-Aufnahme aus dem bei Arbeit *wie* bei Erholung aufgenommenen O_2 erhalten wird; für die körperliche Leistungsfähigkeit ist jedoch, wie ausgeführt wurde, der maximal *während* der Arbeit aufgenommene Anteil wesentlicher. Je mehr O_2 aber bei der gleichen Arbeit während derselben aufgenommen wird, um so weniger kann in der Erholung verbraucht werden. Gerade bei Leistungsfähigkeit wird deshalb bei dieser Versuchsanordnung der Erholungsrückstand klein sein. Die Bestimmung des gesamten in Arbeit + Erholung aufgenommenen O_2 pro kg als Grundlage für die körperliche Leistungsfähigkeit müßte bei positiver Korrelation ergeben, daß diejenigen Vpn., die bei der gleichen Arbeit am meisten O_2 verbrauchen, am funktionstüchtigsten sind. Dies ist gewiß äußerst unwahrscheinlich.

In diesen Versuchen liegt kein Widerspruch zu denen von SARGENT über die positive Bewertung des maximalen O_2-Aufnahme*vermögens* während Arbeit + Erholung. Dies liegt daran, daß in den Versuchen von HERBST[2] nicht das *maximal mögliche* O_2-Defizit erreicht wird, dessen Höhe natürlich für die körperliche Leistungsfähigkeit sehr wesentlich ist, sondern nur das für die definierte Leistung des 3000 m-Laufes, während bei SARGENT[3] das tatsächliche *maximale* die Grundlage der Berechnungen bildet (Arbeit bis zur Erschöpfung). Ferner wird bei HERBST die Funktionstüchtigkeit verschiedener Vpn. bei gleicher Leistung verglichen, während bei SARGENT[3] mehr die Leistungsfähigkeit einer Vp. bei verschiedenen Geschwindigkeiten in den Vordergrund der Betrachtungen gestellt wird.

HERBST findet weiter, daß das individuelle Höchstmaß der O_2-Aufnahme pro Minute bei wachsender Geschwindigkeit um so eher erreicht wird, je weniger

[1] GOLDBERG, LEPSKAJA u. HALPERIN: Z. exper. Med. **65**, 705 (1929).
[2] HERBST: Zitiert auf S. 764.
[3] SARGENT: Zitiert auf S. 779.

leistungsfähig die Vp. ist. Bei weiterer Steigerung der Geschwindigkeit wird dann die Zunahme des Erholungsrückstandes sehr rapid erfolgen und demgemäß das Schwinden der energetischen Kraftreserven.

Die Begrenzung der maximalen O_2-Aufnahme ist nach einer Berechnung von Hill vorwiegend auf die Grenze der Leistungsfähigkeit des *Herzens* zurückzuführen.

Hill berechnet bei Annahme eines Schlagvolumens bei maximaler Arbeit von 40 l/min die Arbeit des linken Herzens bei einem mittleren arteriellen Blutdruck von 100 mm

$$A = 40 \cdot \frac{100}{67} \text{ l/at} = 530 \cdot 10^7 \text{ Erg} = 128 \text{ cal.}$$

640 cal/min. Wenn wir $^1/_4$ dieser Summe als Arbeit des rechten Herzens addieren, erhalten wir für das ganze Herz 800 cal/min. Das würde einem O_2-Verbrauch von 160 cm^3/min oder einer Durchblutung der Coronargefäße von 1,4 l/min entsprechen. Aller Wahrscheinlichkeit nach wird die Grenze der Leistungsfähigkeit des Herzens und damit des Organismus durch die Blutversorgung des Herzens selbst bedingt.

Versuche von Hill, Long und Lupton[1] bei Einatmung O_2-reicher (50%) Luftgemische haben ergeben, daß bei Arbeit nicht nur die O_2-Aufnahme steigt, sondern auch die Erschöpfung, d. h. die Anhäufung der M.S. in weit größerem Maße betrieben werden kann. Die O_2-Aufnahme/min bei Einatmung O_2-reicher Luft betrug 5,1, 5,9 und 3,8 l/min bei Personen, die beim Atmen von atmosphärischer Luft nie mehr als 3,7, 3,8 und 2,4 l/min aufnehmen konnten.

Die O_2-Aufnahme ist nach Hill bestimmt durch

1. den Grad der Sättigung des arteriellen Blutes,
2. den Grad der Sättigung des gemischten venösen Blutes,
3. die Sauerstoffkapazität des Blutes,
4. das Minutenvolumen.

Die Steigerung der O_2-Aufnahme bei Einatmung 50proz. O_2-Gemische ist durch stärkere Sättigung des arteriellen Blutes mit O_2 nicht zu erklären; es müßte dann normalerweise ein Sättigungsgrad von 73,65 und 76% bestanden haben; derartige Werte hätten zu einer Cyanose der Vp. bei Einatmen atmosphärischer Luft führen müssen, die nie beobachtet werden konnte. Hill führt demnach die Steigerung der O_2-Aufnahme bei Einatmung 50proz. O_2-Gemische auf eine Steigerung des Schlagvolumens zurück; bei Annahme einer O_2-Aufnahme von 4 l, einer arteriellen Sättigung von 90%, einer venösen Sättigung von 30%, einer Kapazität von 18,5 Vol.-% berechnet sich das Minutenvolumen bei maximaler Arbeit in atmosphärischer Luft zu

$$4 = 185 \cdot (0{,}9 - 0{,}3) \text{ mm} \cdot x$$
$$x = 36 \text{ l/min};$$

bei einer O_2-Aufnahme von 5 l bei Einatmung von 50proz. O_2 berechnet Hill Werte von

$$x = 40 \text{ l/min.}$$

Das Schlagvolumen (180 Pulsschläge/min) liegt dann bei 220 cm^3.

Aus Versuchen von Herbst[2] folgt, daß die Grenze der körperlichen Leistungsfähigkeit nicht durch die Grenze der Ventilation bedingt sein kann. Bei Steigerung der Geschwindigkeit erreicht die O_2-Aufnahme bei leistungsfähigen Vpn. bei

[1] Hill, Long u. Lupton: Zitiert auf S. 740.
[2] Herbst: Zitiert auf S. 764.

ca. 280 Schritt/min die Höchstgrenze, während die Ventilation weiter steigerungsfähig ist (s. Abb. 278). Die Fähigkeit der O_2-Aufnahme ins Blut aus der Einatmungsluft erreicht also früher ihren Grenzwert als die Atmung; die durch weitere Vergrößerung der Atmung dem Körper mehr angebotene Menge O_2 kann nicht mehr ausgenutzt werden.

Um den Einfluß der Atmung auf die O_2-Aufnahme weiter zu untersuchen, schränkte HERBST durch wenig nachgiebige Binden um den Thorax die Atmungsexkursionen ein. Bei Anlegung der Binde in mittlerer Exspirationsstellung resultiert bei einer Herabsetzung der Vitalkapazität von 3,86 auf 2,74 l noch keine Verminderung des O_2-Aufnahmevermögens pro Minute, und bei Anlegung der Binde in maximaler Exspirationsstellung ergibt sich bei Herabsetzung der Vitalkapazität auf 2,11 l erst eine Verminderung des O_2-Aufnahmevermögens um 8,78%.

Bei künstlicher Erhöhung des Atemwiderstandes (Stenose im Atemventil) ergibt sich bei einem Widerstand von 17 cm H_2O eine Verminderung des O_2-Aufnahmevermögens um 7,3%, bei 26 cm H_2O eine solche von 14%; im Verhältnis zu der sehr starken Behinderung der Atmung, durch die das Minutenvolumen von 55,12 auf 31,61 l/min herabgesetzt ist, hält sich die Verminderung der O_2-Aufnahme in mäßigen Grenzen.

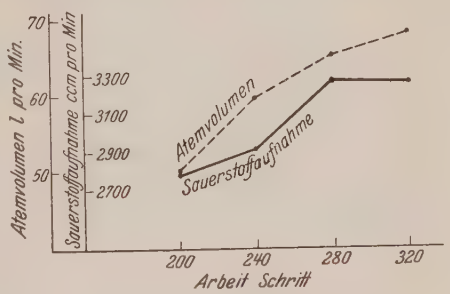


Abb. 278. (Nach HERBST.)

Es folgt demnach indirekt auch aus den Versuchen von HERBST, daß die Grenze der Leistungsfähigkeit des Zirkulationsapparates es sein muß, die die maximale O_2-Aufnahmemöglichkeit und damit die Grenze der Höchstleistung bestimmt.

Für die Rolle des Kreislaufs auf die maximale Leistungsfähigkeit sprechen auch die Versuche von MEAKINS und LONG[1] an anscheinend noch recht gut kompensierten Herzkranken; es zeigte sich bei diesen eine Verzögerung der O_2-Aufnahme und Herabsetzung der maximalen O_2-Aufnahmefähigkeit.

Für den Eintritt der Ermüdung ist zweifellos auch die Anhäufung von CO_2 sehr wesentlich; bei körperlicher Arbeit entstehen beträchtliche Mengen an Verbrennungs-CO_2; weit größere Mengen müssen abventiliert werden, um die Verschiebung des Säure-Basengleichgewichts durch die gebildete M.S. zu kompensieren. Für die Beeinträchtigung der Leistungsfähigkeit ist wohl weniger die CO_2-Anhäufung als solche wirksam — denn die alveolare CO_2-Spannung ist häufig bei körperlicher Arbeit niedriger als in der Ruhe oder nur gering erhöht —, als die Verschiebung der Reaktion nach der sauren Seite. Auf keinen Fall besteht eine einfache Beziehung zwischen der Höhe der alveolaren Kohlensäurespannung und der Ermüdung. Auch die Versuche von HILL, LONG und LUPTON sprechen dagegen, daß die CO_2 *als solche* den Eintritt der Ermüdung bewirkt: bei Einatmung O_2-reicher Luftgemische kann die Erschöpfung viel weiter betrieben werden unter Erhöhung des O_2-Aufnahmevermögens, obwohl der Faktor der CO_2-Ausscheidung hierbei nicht verändert ist.

Eine Abhängigkeit zwischen CO_2-Ausscheidung und maximaler O_2-Aufnahme zeigt sich in den Versuchen von CLARK-KENNEDY, BRADBROOKE und

[1] MEAKINS u. LONG: J. clin. Invest 4, 273 (1927).

Oven[1]: Einatmung von 5% CO_2 führt zur Kohlensäureretention, wobei auch die maximale O_2-Aufnahme um 10% vermindert ist.

Über die Rolle der *Alkalireserve* hinsichtlich der körperlichen Leistungsfähigkeit verdanken wir Herxheimer[2] interessante Resultate; Herxheimer und Mitarbeiter konnten feststellen, daß bei trainierten Vpn. die Alkalireserve des Blutes höher liegt als bei untrainierten. Zum Teil ist demnach die Steigerung der Leistungsfähigkeit durch die Möglichkeit gegeben, eine größere Menge von M.S. zu puffern.

Es wurde darauf hingewiesen, daß die körperliche Leistungsfähigkeit bestimmt ist durch die maximal mögliche O_2-Aufnahme bei der Arbeit. Das subjektive Ermüdungsgefühl wird dabei wohl durch die Steigerung der cH im Zentralnervensystem ausgelöst.

Sowohl die Anhäufung saurer Spaltprodukte (bes. M.S.) wie CO_2-Anhäufung und die schlechte Blutversorgung des Zentralnervensystems bzw. das große O_2-Defizit, welches der Körper bei schwerer Arbeit eingeht, müssen in gleicher Richtung wirken, worauf auch auf S. 780 hingewiesen wurde.

Nun tritt bei einer großen Reihe von Arbeitstypen Ermüdung ein, ohne daß im entferntesten die maximale O_2-Aufnahme erreicht wird. In vielen Fällen muß dies auf schlechte Blutversorgung der arbeitenden Muskeln zurückgeführt werden (Einfluß der statischen Komponente, vgl. S. 778). Hierfür sprechen manche praktischen beim Sport gemachten Erfahrungen. Bei reiner statischer Arbeit wird das Ermüdungsgefühl hervorgerufen nach v. Frey und Meier[3] durch den dauernden Bänderzug, der schmerzhafte Sensationen hervorruft; vielleicht spielt, vor allem bei statischer Arbeit, auch ein Zurückbleiben der Restitution in den Ganglienzellen eine gewisse Rolle; bei statischer Arbeit werden fortgesetzt dieselben nervösen Elemente in Erregung gehalten; auch hier muß eine Anhäufung lokaler schädigender Zersetzungsprodukte Platz greifen (Durig[4]).

Training.

Aus den hervorgegangenen Ausführungen erhellt die Wichtigkeit des O_2-Aufnahmevermögens für die körperliche Leistungsfähigkeit. Es ist darum zu vermuten, daß die *Steigerung* der Leistungsfähigkeit durch das Training zum Teil auf *Erhöhung* der maximalen O_2-Aufnahme zurückzuführen ist. Derartige Untersuchungen sind bisher jedoch nicht erfolgt. Dagegen untersuchten Simonson und Riesser[5] die Oxydationsgeschwindigkeit nach beendeter Arbeit (Rk).

Simonson und Riesser[5] führten die Arbeit des 10—12maligen Hebens eines 12,5 kg-Gewichts 18 Monate hindurch fast täglich aus; bei einer Steigerung der Arbeitsleistung mußte die bestehende Gewöhnung an die Arbeitsform die Zunahme der Geschicklichkeit als dominierende Erscheinung der Übung ausschließen. Es wurde das Training, bei welchem das Erholungsvermögen als Restitutionskonstante (Rk) bestimmt wurde, zweimal täglich steigend von 30 bis zuletzt 60 Hebungen durch 4 Wochen ausgeführt. Tabelle 20 zeigt das Ansteigen der Rk bei gleichbleibendem Arbeitsverbrauch (also auch gleichbleibendem Wirkungsgrad).

Liebenow[6], bei Herxheimer arbeitend, konnte auch bei schwerer Arbeit (Treppenlauf) ein Ansteigen des Erholungsvermögens während des Trainings beobachten.

---

[1] Clark-Kennedy, Bradbrooke u. Oven: Zitiert auf S. 765.
[2] Herxheimer, Wissing u. Wolff: Z. exper. Med. **51**, 916 (**1926**).
[3] v. Frey u. Meier: Z. Biol. **38**, 338 (**1918**).
[4] Durig: Handbuch der Arb.physiol. (Atzler) (**1927**).
[5] Simonson u. Riesser: Pflügers Arch. **215**, 716 (**1927**).
[6] Liebenow: Z. exper. Med. **59**, 49 (**1928**).

Die nachgewiesene Verbesserung der Restitution ist die Bestätigung einer von RIESSER[1] geäußerten Hypothese. RIESSER[1] wies auf den Parallelismus zwischen Training und der Gewöhnung an Gifte hin. Genau wie bei der Giftgewöhnung durch häufig wiederholte und langsam gesteigerte Zufuhr allmählich eine erhöhte Widerstandsfähigkeit gegen das Gift eintritt, so wird bei wiederholter Steigerung des „Ermüdungsgiftes", der M.S. und anderer Stoffwechselzwischenstufen, der Organismus hiergegen weniger empfindlich; und genau wie bei der Unempfindlichkeit gegen Gifte in vielen Fällen die Vorgänge der Giftbeseitigung und -zerstörung an Intensität ständig zunehmen, so besteht das Training in einer Gewöhnung an die Spaltprodukte durch allmähliche Steigerung der Intensität ihrer Beseitigung, d. h. durch das Anwachsen der oxydativen Restitution, des Erholungsvermögens. Die experimentelle Bestätigung dieser Hypothese reiht das Training ein in das Heer der als Abwehrvorgänge gekennzeichneten allgemeinen biologischen Grundreaktionen.

Den Versuchen kommt auch noch aus folgendem Grunde Interesse zu: Von der ZUNTZschen Schule wurde die von späteren Untersuchern vielfach bestätigte Tatsache gefunden, daß mit fortschreitender Übung der Energieverbrauch pro Einheit geleisteter Arbeit ständig absinkt; man hat dies auf

Tabelle 20.

Versuchsperson	Datum	Arbeitsverbrauch spez. Arb.-Cal.	Cal A	Cal t	Rb
E. S.	11. VI. 26	12134	6714	2526	0,33
	15. VI. 26	9740	5031	1662	0,37
	18. VI. 26	10484	5295	1623	0,39
	21. VI. 26	10647	5513	1628	0,41
	24. VI. 26	10601	4835	1376	0,42
	14. VII. 26	10389	5513	1082	0,54
O. R.	10. VI. 26	9370	5736	2024	0,35
	14. VI. 26	10423	6348	2298	0,34
	19. VI. 26	(11129)	7449	1578	0,52
	23. VI. 26	9038	5352	1182	0,50
	29. VI. 26	8516	4872	1482	0,50
	1. VII. 26	9539	—	—	—
F. R.	12. VI. 26	8915	4551	1242	0,43
	14. VI. 26	10658	5079	756	0,63
	23. VI. 26	8758	4098	456	0,73

die sich allmählich verbessernde Koordination im Sinne einer Einsparung von Muskelarbeit gedeutet. Daß diese Deutung richtig ist, geht besonders aus Filmen hervor, die von ASCHER[2] aufgenommen wurden.

Es handelt sich bei der Verbesserung des Wirkungsgrades durch die Übung im eigentlichen Sinne gar nicht um muskuläre Vorgänge, sondern die Verminderung des Energieumsatzes ist lediglich die Folge einer Koordinationsschulung, also der Ausdruck zentral-nervöser Vorgänge. Die Einsparung überflüssiger Muskelarbeit muß im Sinne einer Verzögerung der Ermüdung und damit einer Leistungssteigerung wirken. Da die Verbesserung des Wirkungsgrades die bestbekannte Wirkung der Übung darstellte, neigte man zu einer übertriebenen Wertung dieses Vorganges. Zweifellos ist die Verbesserung der Koordination nicht imstande, in vielen, vielleicht den meisten Fällen, die durch Üben erzielten Leistungssteigerungen zu erklären; bei relativ einfachen Bewegungs-

[1] RIESSER: Ther. Halbmh. **1920**, 589 u. 621.
[2] ASCHER u. BRIEGER: Veröff. Med.verw. **22**, 67 (1926).

formen, bei welchen Koordinationsschulung keine große Rolle spielen kann (Gewichtheben, Raddrehen), sind Leistungssteigerungen bis zu 700% erzielt worden. Aus den Versuchen von Simonson und Riesser geht aber direkt hervor, daß die verbesserte Koordination ein zwar wichtiges, aber durchaus nicht unbedingt notwendiges Korrelat des Übungszustandes darstellt.

Wie aus Tabelle 20 hervorgeht, kann ein verbesserter Wirkungsgrad auf Grund einer verbesserten Koordination als Faktor geringerer Ermüdbarkeit bei dieser Versuchsanordnung ausgeschlossen werden. Vielleicht spielt beim Training auch noch der Umstand mit, daß bei fortschreitendem Training die Einspielung des Kreislaufs rascher geht; hierbei muß es zu einer verminderten Bildung von Spaltprodukten und dementsprechend zu einer Verbesserung des Wirkungsgrades kommen (vgl. S. 774). Tatsächlich konnte Hebestreit und Verfasser (Versuche bisher unveröffentlicht) in einigen Fällen einen derartigen Einfluß des Trainings auf die Veränderung des Wirkungsgrades mit der Arbeitsdauer nachweisen, d. h. nach dem Training waren die Unterschiede des Wirkungsgrades bei verschiedenen Arbeitszeiten geringer als vorher.

Verbesserung der Ausnutzung des mit der Ventilation herangeführten Sauerstoffs.

Das Untersuchungsmaterial ist ausführlich auf S. 810 besprochen, worauf hier hingewiesen wird. Die Verbesserung der O_2-Ausnutzung läuft nicht unbedingt parallel der Verbesserung des Erholungsvermögens, vielmehr handelt es sich hier um einen sich auf längere Zeit hin erstreckenden Übungsvorgang. So war bei der kleineren, 18 Monate hindurch ausgeführten Arbeitsleistung von 10—12 Hebungen des 12,5 kg-Gewichts, als weder eine Verbesserung der Koordination noch des Restitutionsvermögens mehr eintrat, doch noch eine fortschreitende Verbesserung der O_2-Verwertung nachweisbar (s. Tabelle). Dies spricht dafür, daß es nicht dieselben Vorgänge sind, die der verbesserten Restitution und der verbesserten O_2-Verwertung zugrunde liegen. Die Übung ist demnach gekennzeichnet durch Verbesserung des gesamten Oxydationsvermögens, sowohl hinsichtlich einer vermehrten Oxydationsgeschwindigkeit als hinsichtlich der Möglichkeit, die Oxydationen bei geringerem O_2-Angebot zu vollführen. Ob es sich um celluläre Vorgänge oder um eine Blutgefäßwirkung handelt, kann noch nicht entschieden werden. Die bessere O_2-Verwertung ist vielleicht darauf zurückzuführen, daß die Arbeit jedesmal einen relativ anaeroben Zustand des Muskels bedingt, der seinerseits den Anreiz bildet zu einer Steigerung des cellulären Oxydationsvermögens im eben diskutierten Sinne. Auf die Ähnlichkeit mit der Gewöhnung an den Hochgebirgsaufenthalt sei hier hingewiesen.

Verbesserung des Kohlensäureausscheidungsvermögens.

Trotz Herabsetzung des Ventilationsvolumens ist die Ausscheidung der CO_2 in der Zeiteinheit während der Übung gesteigert (Simonson[1]); in Tabelle 21 sind die Versuche vor und nach der Übung angeführt, bei denen die durch die Arbeit verursachte Mehrausscheidung an CO_2 gegenüber dem Ruheniveau (in der Tabelle 21 als Gesamt-CO_2-Arbeit bezeichnet) annähernd gleich groß ist. Zum Vergleich gelangen die Mengen, die 3 bzw. 9 Minuten nach Beendigung der Arbeit noch nicht ausgeschieden sind und in der Tabelle als CO_2-Rückstand bezeichnet werden (in Analogie zu der Bezeichnung „Erholungsrückstand" für das Sauerstoffdefizit nach Beendigung der Arbeit). Aus der Tabelle 21 geht

[1] Simonson: Pflügers Arch. **215**, 752 (1927).

hervor, daß bei allen Vpn. nach Eintritt der Übung der CO_2-Rückstand 3 bzw. 9 Minuten nach beendeter Arbeit deutlich abnimmt, d. h. die Hauptmenge der CO_2 in zunehmendem Maße während der Arbeit selbst oder in der ersten Erholungsphase ausgeschieden wird. HERXHEIMER[1] konnte diese Befunde kürzlich bestätigen. Daß die vermehrte CO_2-Ausscheidung von Bedeutung für die körperliche Leistungsfähigkeit ist, folgt aus Versuchen von CLARK-KENNEDY, BRADBROOKE und OVEN[2], die bei Einatmung von 5proz. CO_2 Herabsetzung der CO_2-Ausscheidung sowie Verminderung der Oxydationsgeschwindigkeit und Erniedrigung des maximalen O_2-Defizits um 10% beobachteten.

Tabelle 21. Große Arbeitsleistung.

Versuchsperson	Datum		CO_2-Rückstand (cm³) nach 3 Min.	CO_2-Rückstand (cm³) nach 9 Min.	Gesamt-CO_2-Arbeit (cm³³)
			nach Beendigung der Arbeit		
O. R.	10. VI. 26	Vor Übung	517	115	2383
	23. VI. 26	Nach Übung	402	24	2069
	1. VII. 26	Nach Übung	384	—	2238
E. S.	15. VI. 26	Vor Übung	478	44	2333
	24. VI. 26	Nach Übung	348	—	2139
	14. VII. 26	Nach Übung	288	—	2042
F. R.	12. VI. 26	Vor Übung	468	20	2156
	23. VI. 26	Nach Übung	186	—	2009

(Entnommen Pflügers Arch. **215**, 762, Tabelle 9.)

Auf die Verbesserung der CO_2-Ausscheidung wie auf die Verbesserung der O_2-Ausnutzung ist mit hoher Wahrscheinlichkeit die Herabsetzung der Ventilation während der Übung zurückzuführen.

Tabelle 22.

Datum	E.S. (kleine Arbeitsleistung) R.Q.-Periode I.	E.S. (kleine Arbeitsleistung) R.Q.-Periode II.
21. V. 26	0,88	**0,90**
25. V. 26	0,80	**0,85**
26. V. 26	0,80	**0,82**
31. V. 26	**0,93**	0,83
1. VI. 26	**0,97**	0,82
3. VI. 26	**0,93**	0,78
4. VI. 26	**0,85**	0,71
5. VI. 26	**0,90**	0,74

(Entnommen Pflügers Arch. **215**, 766, Tabelle 12.)

Da sowohl das CO_2-Ausscheidungsvermögen wie die Erholungsgeschwindigkeit gesteigert ist, braucht eine Änderung des Ganges des R.Q. während Arbeit und Erholung durch die Übung an sich nicht einzutreten; eine Verschiebung des Höhepunktes des R.Q. kann sich vielmehr nur dann zeigen, wenn die Änderung beider Vorgänge nicht gleich intensiv ist. Die Versuchsanordnung von SIMONSON war auf diese spezielle Fragestellung nicht zugeschnitten und dementsprechend nicht günstig, immerhin konnte bei 2 Vpn. eine Verschiebung des Höhepunktes des R.Q. von der ersten Erholungsperiode in die eigentliche Arbeitsperiode nachgewiesen werden (s. Tabelle 22). Der negative Ausfall an der 3. Vp. spricht nicht dagegen, daß anscheinend während der Übung der Höhepunkt des R.Q. nach kürzeren Zeitabschnitten erreicht wird. Aus diesem Befunde geht hervor, daß bei der Übung das CO_2-Ausscheidungsvermögen intensiver steigt als die Oxydationsgeschwindigkeit.

[1] HERXHEIMER: Z. klin. Med. **108**, (1928).
[2] CLARK-KENNEDY, BRADBROOKE u. OVEN: Zitiert auf S. 765.

Erhöhung der Alkalireserve.

Herxheimer, Wissing und Wolff[1] verglichen gut trainierte Vpn. mit untrainierten und fanden bei den trainierten höhere Durchschnittswerte der Alkalireserve. Diesem Befunde kommt ein großes Interesse zu, denn es ist leicht einzusehen, daß eine Erhöhung der Alkalireserve die Möglichkeit schafft, größere Mengen von M.S. zu puffern und hierdurch die Arbeitsfähigkeit der Muskeln zu verbessern. Bei kurzdauernden Maximalleistungen kann sicher hierdurch eine erhöhte Leistungsfähigkeit zustande kommen.

Andere Vorgänge beim Training.

Es wird hier auf den Beitrag Herxheimer hingewiesen.

Veränderungen des R.Q. während und nach der Arbeit.

Es ist das große Verdienst von Zuntz[2], daß wir mittels der Bestimmung des R.Q. (CO_2/O_2 = R.Q.) imstande sind, genaue Aussagen über die Art der verbrennenden Nahrungsstoffe zu machen.

Das Prinzip des Zuntzschen Verfahrens ist kurz folgendes: Der Anteil des verbrennenden Eiweiß wird aus der N-Analyse des Harns und Kotes erhalten. (Hierbei wird der weitaus größte Anteil im Harn ausgeschieden, so daß praktisch die N-Ausscheidung im Kote vernachlässigt werden kann.) Aus der Zusammensetzung des Körperfleisches nach den Untersuchungen Rubners[3] ergibt sich, daß zu jedem Gramm N im Harn bei der Verbrennung von Eiweiß 4,923 l O_2 aufgenommen und 4,754 l CO_2 ausgeschieden werden, was einem R.Q. von 0,803 entspricht.

Nach Berechnung des verbrennenden Eiweißanteils durch N-Bestimmung im Harn ist lediglich noch das Verhältnis von Fett- und Kohlehydratverbrennung festzustellen. Nun ergibt sich aus der Zusammensetzung des Menschenfettes, daß bei Verbrennung von 1 g Fett 1,989 l O_2 verbraucht werden und 1,419 l CO_2 entstehen (R.Q. = 0,7133), in ähnlicher Weise ergibt sich bei Verbrennung von Kohlehydraten pro Gramm Stärke 0,828 l O_2 und 0,828 l CO_2 (R.Q. = 1,0).

Um den Anteil der Fette und Kohlehydrate am Stoffumsatz zu berechnen, müssen vom Gesamtgaswechsel der Anteil an CO_2 und O_2, der auf Verbrennung von Eiweiß kommt, abgezogen werden. Der Rest des auf Oxydation N-freier Substanz beruhenden O_2-Verbrauchs sei a Liter, der CO_2-Ausscheidung b Liter. Von diesen a Liter O_2 werden für jedes Gramm Fett 1,989 l, für jedes Gramm Glykogen 0,828 l verbraucht; von den b Liter CO_2 kommen auf jedes Gramm Fett 1,419 l, auf jedes Gramm Glykogen 0,828 l. Bezeichnen wir die unbekannte Menge des verbrannten Fettes mit x, die des Glykogens mit y, so ergibt sich für

$$O_2:\ 1{,}989\,x + 0{,}828\,y = a$$
$$CO_2:\ 1{,}419\,x + 0{,}828\,y = b$$

$$x = \frac{a - b}{0{,}57}\ \text{g Fett}; \qquad y = \frac{a - 1989\,x}{0{,}828}.$$

Auf Grund dieser Überlegungen stellte Zuntz eine Tabelle zusammen, aus der man aus dem Rest-R.Q. (nach Abzug des Eiweißanteils) die verbrannte Glykogen- und Fettmenge in Gramm ablesen kann.

Ein R.Q. von 0,71 entspricht der ausschließlichen Verbrennung von Fett, ein solcher von 1,0 der ausschließlichen Verbrennung von Kohlehydraten. Es kommen auch bei Körperruhe R.Q. über 1,0 vor und unter 0,71, über 1,0 z. B. nach kohlehydratreichen Mahlzeiten, unter 0,71 z. B. im Hungerzustande und bei Diabetes. R.Q. über 1,0 sprechen für Umwandlung von Kohlehydraten in Fette, unter 0,71 von Fetten in Kohlehydrate (die Umwandlung von Fetten in Kohlehydrate kommt einer intramolekularen Oxydation gleich, zu der demnach Sauerstoff verbraucht wird).

Während im Zustande völliger Körperruhe der R.Q. der Ausdruck des Anteils der verbrennenden Nährstoffe ist, wird bei körperlicher Arbeit dieser Prozeß durch Vorgänge überlagert, die besonders durch chemische Umsetzungen der

[1] Herxheimer, Wissing u. Wolff: Zitiert auf S. 784.
[2] Zuntz: Zitiert auf S. 738. [3] Rubner: Zitiert auf S. 738.

während der Arbeit gebildeten M.S. bedingt sind. Es ist daher nicht ohne weiteres möglich (abgesehen von dem steady state), die während der Arbeit verbrennenden Nährstoffe aus dem in jeweiligen Arbeits- oder Erholungsmoment bestehenden R.Q. zu bestimmen. Daher bezeichnen wir mit HILL die R.Q. während und nach der Arbeit als scheinbaren R.Q. im Gegensatz zu dem wahren Verbrennungs-R.Q. Auch im Ruhezustand erfordert die genaue Bestimmung des R.Q. strenge Vorsichtsmaßnahmen, da man bei nervösen und ungeübten Versuchspersonen durch Änderungen der Atemfrequenz oder -tiefe scheinbare R.Q. erhält.

Das Verhalten des (scheinbaren) R.Q. bei Arbeit und Erholung ist je nach dem Arbeitstyp, der Schwere der Arbeit und individuell verschieden.

HILL erhielt bei einer seiner Vp. stets Werte über 1,0 und konnte nur durch langdauernde Versuche den Einfluß der erhöhten Atmung einigermaßen ausschalten.

Bei mäßiger Arbeit, die zu einem steady state führt, d. h. zu einem langanhaltendem Stadium gleichbleibenden O_2-Verbrauchs, CO_2-Ausscheidung, M.S.-Spiegels im Blut usw. ist der R.Q. durch Überlagerung der Oxydationsvorgänge über den Ruheverbrauch bedingt. Daher erscheint es möglich, daß im steady state aus dem aktuellen R.Q. auf den wirklichen Verbrennungs-R.Q. geschlossen wird. ZUNTZ und viele Nachfolger führten ihre Bestimmung des Arbeits-R.Q. auch stets im steady state der Arbeit aus; deshalb behalten ihre Untersuchungen auch ihren Wert, obwohl sich die Grundlagen des Problems besonders durch die Untersuchungen von HILL verschoben haben. Die Voraussetzung der Gültigkeit einer derartigen Arbeits-R.Q.-Bestimmung ist natürlich, daß die betreffende Arbeitsleistung überhaupt zu einem steady state führt und daß dieser im Moment des Versuchs auch erreicht ist. Derartige Kontrollen fehlen allerdings zumeist in den ZUNTZschen Versuchen, doch dürfen wir aus der langen Arbeitsdauer das Vorhandensein eines steady state annehmen.

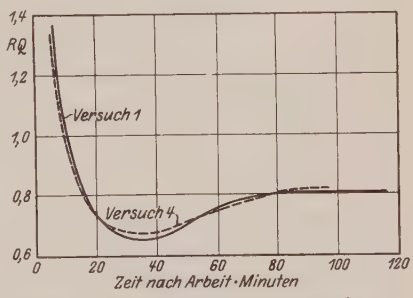


Abb. 279. Der R.Q. nach Beendigung schwerer körperlicher Arbeit.

Während des steady state hält sich demnach der R.Q. auf einem Niveau, welches der Schwere und der Dauer der Arbeit entspricht; bei leichter Arbeit unterscheidet er sich nur wenig vom Ruhe-R.Q. und bei mäßiger Arbeit steigt er — nach den Beobachtungen von HILL — entsprechend dem zunehmenden Arbeitsverbrauch. Nach beendeter Arbeit sinkt dann der R.Q. auf den Ruhewert. Dieses Verhalten dürfte wohl für die meisten Arbeitstypen und Vpn. zutreffen, eine nicht zu lange Versuchsdauer vorausgesetzt.

Bei schwerer Arbeit gestalten sich die Vorgänge anders. Um den Verlauf des R.Q. während und nach der Arbeit zu verfolgen, bestimmten HILL, LONG und LUPTON[1] den Gaswechsel in sehr kurzen Zeitabständen und fanden beim Laufen einen steilen Anstieg während der Arbeit; der höchste R.Q. wurde aber nicht während der Arbeit, sondern nach ihrer Beendigung gefunden. Zwei charakteristische Versuche dieser Art zeigt die Tab. 23 von HILL, LONG und LUPTON[1].

Es zeigt sich also, daß der R.Q. in den ersten Minuten nach Beendigung großer Arbeitsleistungen Werte bis 2,0 erreichen kann. Ähnliche Beobachtungen sind von HERXHEIMER[2] beim Treppenlaufen gemacht worden.

[1] HILL, LONG u. LUPTON: Zitiert auf S. 740.
[2] HERXHEIMER: Z. klin. Med. **108** (1928).

Tabelle 23. Vp: C. N. H. L. Arbeitsleistung: Rasches Laufen.

Versuch	Zeit nach Beendigung der Arbeit Sekunden	CO_2/O_2 = R.Q.	Ventilation l/min
I	0— 34	1668/1250 = 1,34	74
	34— 67	1450/ 894 = 1,63	59
	67— 99	1100/ 587 = 1,87	50
	99— 164	1670/ 820 = 2,03	40
	164— 228	1095/ 630 = 1,73	28
	228— 351	1630/1030 = 1,58	23
	351— 593	1970/1600 = 1,22	15
	593— 984	2160/2330 = 0,93	9,4
	984—1377	1810/2130 = 0,85	8,1
II	(2,33— 3,5′	3670/3265 = 1,12	80 während der Arbeit)
	0— 31	1650/1780 = 1,12	78
	31— 61	1085/ 846 = 1,28	64
	61— 94	880/ 639 = 1,54	56
	94—157	1400/1010 = 1,39	39
	157—279	1630/1310 = 1,25	23
	279—402	1210/1120 = 1,08	17
	402—585	1490/1460 = 1,02	14,6

Diese außerordentlichen Veränderungen des R.Q. können durchaus auf die Bildung von M.S. zurückgeführt werden. Nach Hill verbindet sich die gebildete M.S. mit dem ionisierten Natriumeiweiß zu Natriumacetat und undissoziiertem Eiweiß. Die Steigerung der cH wird nicht direkt durch die M.S., sondern durch die an sich schwachen Eiweißsäuren bewirkt; sie kann demnach nur gering sein. Durch die Steigerung der cH wird das Atemzentrum erregt und durch die vermehrte Ventilation dann CO_2 entfernt, um die cH wieder auf den Normalwert zu bringen. Die M.S. treibt nicht in nennenswerter Weise CO_2 aus dem Bicarbonat aus. Ob diese — nach Hill dargelegten — Verhältnisse im einzelnen zutreffen, ist allerdings noch ungeklärt; auf jeden Fall aber wird das Säure-Basengleichgewicht durch die vermehrte M.S.-Bildung nach der sauren Seite verschoben und durch die Abdunstung der CO_2 infolge der vermehrten Atmung wieder nach der alkalischen Richtung kompensiert.

Um das Säure-Basengleichgewicht wieder herzustellen, muß ein Betrag an CO_2 entfernt werden, der der gebildeten M.S. äquivalent ist (in Wirklichkeit sogar etwas mehr, da auch ein Betrag der im Blut gelösten CO_2 ausgeschieden werden müßte). Es läßt sich leicht zeigen, daß bei schweren Arbeitsleistungen dies während der Arbeit selbst unmöglich ist. Während schwerer Arbeit werden in 20 Sekunden 45 g M.S. gebildet, die 11,1 l CO_2 äquivalent sind, eine Menge, deren Ausscheidung in so kurzer Zeit undenkbar ist. Es ist also die während schwerer Arbeit ausgeschiedene CO_2 der gebildeten M.S. auch nicht im entferntesten äquivalent, vielmehr muß auch nach beendeter Arbeitsleistung das Gleichgewicht noch nach der sauren Seite verschoben sein und erregend auf das Atemzentrum wirken. Es wird also ein erheblicher Betrag an CO_2 auch nach beendeter Arbeit entfernt, während der O_2-Verbrauch steil absinkt. Die CO_2-Ausscheidung vermindert sich also viel langsamer, als die O_2-Aufnahme; die erhebliche Steigerung des R.Q. nach Beendigung schwerer Arbeit wird hierdurch völlig befriedigend erklärt.

Im weiteren Verlauf der Erholung wird ein Stadium erreicht, in welchem das ursprüngliche Säure-Basengleichgewicht wieder hergestellt ist. In den Fällen, in denen dieser Zeitpunkt mit der völligen Beseitigung der M.S. zusammenfällt, muß nach beendeter Arbeit ein stetiges Absinken des R.Q. auf den Ruhewert erfolgen. Ein derartiges Verhalten wird vor allem bei mäßigen Arbeitsleistungen, in denen verhältnismäßig wenig M.S. ins Blut gelangt, zu erwarten sein und

ist von CAMPBELL[1], von KAUP und GROSSE[2] und von SIMONSON beobachtet worden. In den Versuchen von HILL, LONG und LUPTON[3] fällt aber der Zeitpunkt des erreichten Säure-Basengleichgewichts vor den Zeitpunkt der beendeten M.S.-Beseitigung. In diesem Falle wird durch die Beseitigung der M.S. Alkali frei, welches das Gleichgewicht nach der alkalischen Seite zu verschieben tendiert. Es muß demnach in den späteren Stadien der Erholung eine CO_2-Speicherung stattfinden, die der verschwindenden M.S.-Menge äquivalent ist. Diese CO_2-Speicherung findet ihren Ausdruck in einer erheblichen Senkung des R.Q. unter den Ruhewert. HILL, LONG und LUPTON[3] berechneten aus der Erniedrigung des R.Q. die CO_2-Speicherung und als Äquivalenzbetrag die Menge der verschwindenden M.S.; diesen Wert benutzten sie zur Berechnung des Wirkungsgrades der Erholung (s. S. 741). Tabelle 24 und Abb. 279 zeigen die Erniedrigung des R.Q. im sekundären Stadium der Erholung in den Versuchen von HILL, LONG nud LUPTON.

Tabelle 24.

Vers. I	Zeit: Min.	Ruhe	5	15	27	42	72	87	102	117		
T. A. L.	R.Q.	0,81	1,38	0,82	0,66	0,65	0,77	0,79	0,79	0,81		
Vers. II	Zeit: Min.	Ruhe	5	15	25	36	46	56	66	77	87	108
H. L.	R.Q.	0,92	1,26	0,85	0,73	0,58	0,70	0,74	0,79	0,80	0,79	0,81
Vers. III	Zeit: Min.	Ruhe	5	16	26	37	47	57	67	77	87	
H. L.	R.Q.	0,84	1,35	0,77	0,72	0,74	0,71	0,77	0,77	0,78	0,80	
Vers. IV	Zeit: Min.	Ruhe	5	16	26	36	47	57	67	77	87	97
H. L.	R.Q.	0,84	1,30	0,78	0,69	0,68	0,67	0,71	0,76	0,82	0,81	0,81

Durch Parallelversuche stellten HILL, LONG und LUPTON[3] fest, daß die M.S. tatsächlich während der Erniedrigung des R.Q. noch nicht restlos beseitigt ist; erst die Erreichung des Endwertes des R.Q. fällt angenähert mit der beendeten M.S.-Beseitigung zusammen.

Wenn der Verlauf des R.Q. in der Erholung (d. h. entweder ein Unterschreiten des Ruhe-R.Q. oder ein langsamer kontinuierlicher Abfall vom Höhepunkte zum Ruhe-R.Q.) auf die Schwere der Arbeitsleistung zurückgeführt wurde, so hat das nur eine allgemeine orientierende Bedeutung, da individuelle Ausnahmen nicht selten sind. So beobachtete Verfasser wiederholt bei der gleichen Standardarbeit bei einigen Vpn. ein allmähliches Absinken des R.Q. vom Höhepunkt zum Ruhewert, bei anderen wiederum ein Unterschreiten des Ruhe-R.Q. ungefähr in der 6. Erholungsminute.

Allgemein dürfte jedoch die HILLsche Beobachtung zutreffen, daß der Höhepunkt des R.Q. erst nach der Arbeit erreicht wird, wobei der Zeitpunkt bei gleicher Arbeitsleistung bei verschiedenen Vpn. etwas differieren kann. Nach Untersuchungen von DUSSER DE BARENNE und BURGER[4] findet sich ein recht erheblicher Unterschied des Ganges des R.Q. bei statischer und dynamischer Arbeit. Bei dynamischer Arbeit steigt der R.Q. nach Beendigung der Arbeit nur mäßig an, während nach statischer Arbeit der R.Q. sehr steil emporsteigt und dann rasch abfällt (vgl. Abb. 280). Dieses Verhalten wird darauf zurückgeführt, daß nach statischer Arbeit die im Muskel angehäufte M.S. ziemlich plötzlich mit der Öffnung der Gefäße in den Kreislauf gelangt und zur Überventilation und Kohlensäureausschüttung führt. *Während* der Arbeitsleistung

[1] CAMPBELL: Proc. Soc. exper. Biol. a Med. **99**, 451 (1926).
[2] KAUP u. GROSSE: Münch. med. Wschr. **73**, 1873 u. 1938 (1926).
[3] HILL, LONG u. LUPTON: Zitiert auf S. 740.
[4] DUSSER DE BARENNE u. BURGER: Pflügers Arch. **218**, 239 (1927).

findet fast stets — im Gegensatz zu den Beobachtungen HILLS beim Laufen — nach Untersuchungen des Verfassers bei der Kniebeuge (Versuchsdauer 1 Minute) und beim horizontalen Zug ein steiles Absinken des R.Q. statt. Es ist darauf zurückzuführen, daß während der Arbeit eine im Verhältnis zum stark ansteigenden O_2-Verbrauch geringe Ventilation und CO_2-Ausscheidung erfolgt, wobei die Konzentration der CO_2 in der Exspirationsluft gegenüber der Ruhe erheblich erhöht und die des O_2 vermindert ist. In der ersten Phase der Erholung wird dann unter starker Steigerung der Ventilation und des R.Q. die Hauptmenge der CO_2 entfernt. Auch hierbei ist das Verhältnis von Arbeits-CO_2/Arbeits-O_2 = 1,0, wie in den Versuchen von HILL und FURUSAWA[1] und von SIMONSON (s. S. 793 u. 795). Das Absinken des R.Q. während der Arbeit kann sehr erheblich sein, es wurden Werte bis 0,50 beobachtet. Man kann diesen Vorgang wohl derart deuten, daß bei beginnender Arbeit die Kreislaufgeschwindigkeit rascher ansteigt als die Ventilationsgeschwindigkeit.

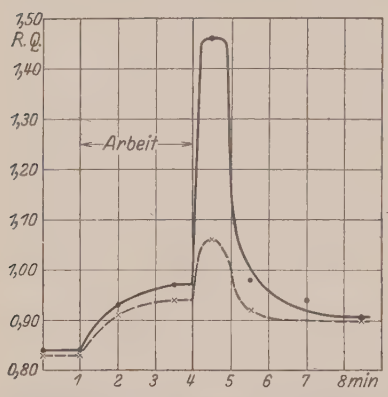


Abb. 280. R.Q. vor, während und nach der Arbeit der Vp. D. DE B. – – – Kurve für die phasische Arbeit, ——— Kurve für die statische Arbeit. (Aus DUSSER DE BARENNE und G. C. E. BURGER.)

Dies Mißverhältnis besteht natürlich in den ersten Anfangsstadien der Arbeit; bei weiterer Fortsetzung, wenn Kreislauf und Ventilation sich angleichen, steigt der R.Q. wieder an; so lag häufig der tiefste R.Q. in der 20. bis 40. Sekunde tiefer als in der 40. bis 60. Arbeitssekunde.

Art der bei der Arbeit verbrannten Nahrungsstoffe.

Die komplizierten Verhältnisse der M.S.-Bildung und -Beseitigung erschweren die Bestimmung der Art der bei körperlicher Arbeit zersetzten Nährstoffe. Die Mehrzahl der bisher zu dieser Frage geleisteten früheren Arbeiten erscheint zur Entscheidung dieser Frage nicht ausreichend. Es wurde zumeist aus dem scheinbaren R.Q. auf die Art der verbrennenden Nährstoffe geschlossen.

Es handelt sich hierbei um die Frage, ob bei körperlicher Arbeit ausschließlich K.H. oder auch Fette verbrannt werden; durch Untersuchungen von VOIT[2], die oft wiederholt und bestätigt wurden, war bekannt, daß Eiweiß bei körperlicher Arbeit nicht in nennenswerter Weise mehrzersetzt wird; als energieliefernder Nährstoff kommt Eiweiß jedenfalls bei Muskelarbeit nicht in Frage, und die bei schwerer Arbeit gesteigerte N-Ausscheidung wurde ausschließlich auf die erhöhte Abnutzung der Muskelsubstanz zurückgeführt (von neueren Untersuchern RAKESTRAW[3]).

Nach den Befunden von PARNAS[4] ändert sich diese Deutung: die bei körperlicher Arbeit gefundene N-Mehrausscheidung soll der NH_3-Bildung im Muskel, die sich auch in einer Erhöhung des Blut-NH_3 ausdrückt, entsprechen. Besonders von Interesse sind in dieser Hinsicht die Befunde von EMBDEN und Mitarbeitern[5], aus denen hervorgeht, daß N-haltige Substanzen bei der Tätigkeit des Muskels eine maßgebende Rolle spielen. Jedoch ändert dies nichts an der Tatsache,

[1] HILL u. FURUSAWA: Proc. roy. Soc. Biol. **98**, 65 (1925).
[2] VOIT: Die Gesetze der Ernährung der Fleischfresser 1860.
[3] RAKESTRAW: J. of biol. Chem. **56** (1923).
[4] PARNAS: Klin. Wschr. **6**, 1710 (1927).
[5] EMBDEN: Klin. Wschr. **8** (1929).

daß die Eiweißverbrennung nicht in nennenswerter Weise zur Energielieferung für die Muskelarbeit herangezogen wird.

Für die Rolle der N-Ausscheidung bei körperlicher Arbeit lieferten CHAMBERS und MILHORAT[1] interessante Beiträge. Sie untersuchten den Einfluß von Muskelarbeit auf die N-Ausscheidung im Urin bei Hunden unter sorgfältiger Kontrolle des Ernährungszustandes. Die Mehrausscheidung von Stickstoff während und nach der Standardarbeit (Lauf von 30 Minuten auf horizontaler Tretmühle) war am 3. und 4. Hungertage am größten und sank wieder mit der Fortdauer des Hungerzustandes. Die Mehrausscheidung von Stickstoff am 3. und 4. Hungertage kann durch Kohlehydrate vollkommen eingespart werden. Diese Ergebnisse und ähnliche nach Insulininjektion rechtfertigen die Anschauung, daß der Extrastickstoff aus einem erschöpfbaren Reservedepot stammt, welches bei Mangel und Bedarf an Kohlehydraten angegriffen wird, und daß es sich nicht um Gewebeeiweiß handelt. Soweit man aus der N-Ausscheidung im Urin Schlüsse auf den Eiweißstoffwechsel ziehen kann, geht auch aus den Versuchen von CHAMBERS und MILHORAT[1] hervor, daß Muskelarbeit bei genügender Reserve an Kohlehydraten ohne jede Steigerung des Eiweißstoffwechsels geleistet werden kann. Nach histologischen Versuchen von PASCHKIS, Klin. Wschr. **1929**, 1293 ist das Depotorgan des Reservestickstoffs möglicherweise die Leber.

Bei der N-Ausscheidung scheint der Kreatin- bzw. Kreatininfraktion eine besondere Rolle zuzukommen. Ihre Höhe ist nach Versuchen von TERROINE[2] ein Maßstab für den Anteil der Muskulatur am Körpergewicht. Nach Versuchen von HIRST und IMRIE[3] ist die Kreatinausscheidung bei Muskelruhe (in der Nacht) niedriger als bei Muskeltätigkeit. Bei Personen mit PARKINSONscher Starre ist regelmäßig die Kreatinausscheidung im Harn vermehrt; anscheinend besteht dabei eine Parallelität zwischen Höhe der Starre und der Kreatinausscheidung. Von RIESSER[4] wurde schon vor einer Reihe von Jahren auf den Zusammenhang zwischen Muskeltonus und Kreatinstoffwechsel hingewiesen. Nach den neueren Untersuchungen besonders von EMBDEN[5] scheint das Kreatin auch bei der Muskel*zuckung* (als Kreatinphosphorsäure) eine wichtige Funktion zu erfüllen.

Es sei hier auch auf den Beitrag von RUBNER[6] hingewiesen, aus dem hervorgeht, daß der freigewählte Eiweißanteil der Nahrung, „Eiweißstrom", beim Ruheumsatz um so höher ist, je schwerer die körperliche Beschäftigung ist. Es besteht auch hiernach wahrscheinlich ein Zusammenhang zwischen Muskelarbeit und N-Stoffwechsel, wenn auch nicht auf rein energetischer Grundlage.

Tabelle 25.

Geschwindigkeit Schritte/min	Ruhe O_2/min	Ruhe R.Q.	Arbeits-CO_2 (Differenz)	Arbeits-O_2	Arbeits-R.Q.
64	282	0,82	485	490	0,99
92	194	0,93	355	350	1,01
120	254	0,83	3458	3366	1,02
146	225	0,80	2120	2037	1,04
146	280	0,85	3125	3185	0,98
146	254	0,90	3140	3173	0,99
160	234	0,85	4180	4048	1,03
160	245	0,87	2560	2492	1,02
180	261	0,85	4877	4932	0,99
182	278	0,82	5407	5468	0,99
200	275	0,81	2916	2884	1,01
240	290	0,85	4158	4051	1,02
244	233	0,85	4756	4541	1,05

[1] CHAMBERS u. MILHORAT: J. of biol. Chem. **77**, 603 (1928).
[2] TERROINE: C. r. Acad. Sci. Paris **180**, 225 (1925).
[3] HIRST u. IMRIE: Quart. J. Med. **21**, 401 (1928).
[4] RIESSER: Dies. Handbuch 8 I, 192 (1925).
[5] EMBDEN: Zitiert auf S. 792.
[6] RUBNER: Dies. Handbuch Bd. V.

Der seinerzeit viel diskutierte Versuch von Pflüger, der einen Hund mehrere Monate ausschließlich mit Fleisch ernährte, wobei der Hund seine Fähigkeit zu körperlicher Arbeit unverändert beibehielt, spricht nur für die Umwandlung von Eiweiß in den zur Energielieferung bei Arbeit verbrauchten Nährstoff.

Daß bei länger dauernder Arbeit Fett zur Verbrennung herangezogen wird, erscheint nicht zweifelhaft, die Frage nach der Energiequelle der Muskelarbeit ist demnach dahin zu präzisieren, ob kurze Arbeit ausschließlich auf Grund von Verbrennungen von K.H. geleistet wird oder werden kann und ob Fett, bevor es zur Arbeitsleistung herangezogen wird, in K.H. umgewandelt werden muß. Untersuchungen über die erste Frage, ob K.H. bei kurzen Arbeitsleistungen die ausschließliche Quelle der Energielieferung sind, wurden ungefähr gleichzeitig und unabhängig voneinander von Furusawa[1] und Simonson[2] ausgeführt.

Wenn die CO_2-Ausscheidung und der O_2-Verbrauch von Anbeginn der Arbeit bis zu völlig beendeter Erholung gemessen wird, also unter Einbeziehung der Phase der CO_2-Austreibung wie der CO_2-Speicherung, muß das Verhältnis von

$$\frac{\text{Gesamt-}CO_2 \text{ minus Ruhe-}CO_2}{\text{Gesamt-}O_2 \text{ minus Ruhe-}O_2}$$

dem R.Q. des zur Arbeitsleistung zersetzten Nährstoffes entsprechen. Furusawa[1] erhielt bei kurzdauernder Arbeit verschiedener Schwere (wachsende Geschwindigkeit) die in Tabelle 24 angegebenen Resultate.

Da es sich um erhebliche Arbeitsleistungen handelte, ist die Genauigkeit der Bestimmung des Arbeits-R.Q. bedeutend und die Schwankungen um den Wert 1,0 nur gering. Zur Arbeitsleistung werden demnach primär nur K.H. herangezogen. Den Versuchen von Furusawa[1] wird man einwenden können, daß zwar die Schwankungen des Arbeits-R.Q. gering, aber die Schwankungen des Ruheumsatzes überraschend groß sind, von 194—290 cm^3 O_2, also um 67% des niedrigsten Ruhewertes! Derartige Schwankungen sind undenkbar, und Resultaten, die sich auf derartige Versuche gründen, wird man kaum eine größere Beweiskraft anerkennen.

Simonson[2] bearbeitete indessen die Frage mit prinzipiell gleicher Methodik und erhielt bei der gewöhnlichen Schwankungsbreite des Ruheumsatzes von 10% ähnliche Resultate; die nebenstehende Tabelle 25 enthält die Werte einer der Vpn. (O. R.).

Die Schwankungen des Arbeits-R.Q. (in Tabelle 25) sind entsprechend der Fehlergrenze bei der gewählten kleinen Standardleistung (12maliges Heben eines 12,5 kg-Gewichts) nicht unbedeutend; demgemäß ist der Arbeits-R.Q. bestimmt worden als Durchschnittswert einer größeren Anzahl von Versuchen im Laufe eines längeren Zeitraumes, wobei sämtliche Versuche dieses Zeitabschnittes berücksichtigt wurden. Es ergaben sich bei den untersuchten 3 Vpn. für den Arbeits-R.Q. Werte von 1,02, 0,99 und 0,999 (die Schwankungsbreite des Arbeits-R.Q. bei den anderen beiden Vpn. war geringer als die in der Tabelle 25 wiedergegebenen Werte von O. R.).

Durch diese Versuche war der Nachweis geführt, daß die Energielieferung für kurzdauernde Arbeitsleistung lediglich durch Kohlehydratverbrennung geliefert werden kann. Sowohl die Untersuchungen von Furusawa[1] wie die vom Verfasser[2] erstreckten sich auf eine geringe Anzahl Versuchspersonen; um die Frage weiter zu klären, untersuchte der Verfasser an 50 Vpn. bei der Arbeit des Kniebeugens (30 Kniebeugen in 1 Minute) den spezifischen Arbeits-R.Q. Es zeigte sich, daß auch individuelle Faktoren mitsprechen: Während $^4/_5$ der

[1] Furusawa: Proc. roy Soc. B. **98**, 65 (1925).
[2] Simonson: Pflügers Arch. **214**, 380 (1926).

Tabelle 26. Versuchsperson: O. R.

Datum	Arbeits-CO_2	Arbeits-O_2	R.Q. des Gesamtstoffw. bei			Spez. Arbeits-R. Q.
			Ruhe	Arbeit	Nachper.	
3. X. 25	640	750	0,74	0,77		0,85
1. X. 25	756	732	0,74	0,79	0,75	1,03
2. X. 25	480	400	0,73	0,78		1,20
5. X. 25	480	440	0,71	0,77		1,09
6. X. 25	560	500	0,74	0,79		1,12
8. X. 25	670	590	0,69	0,74		1,13
9. X. 25	620	690	0,71	0,75		0,90
15. X. 25	560	600	0,70	0,75		0,93
16. X. 25	711	666	0,73	0,79	0,75	1,07
19. X. 25	500	480	0,73	0,79		1,04
25. XI. 25	490	420	0,72	0,79		1,17
27. XI. 25	400	530	0,71	0,72		0,75
30. XI. 25	580	550	0,71	0,78		1,05
2. XII. 25	470	510	0,70	0,74		0,92
7. XII. 25	420	390	0,76	0,81		1,08
9. XII. 25	350	430	0,72	0,74		0,81
12. XII. 25	380	320	0,70	0,75		1,19
		Sa.:	12,24/17 = 0,72			17,33/17 = 1,02

Größter Streuwert nach oben: 1,20.
Größter Streuwert nach unten: 0,75, abgesehen von diesen beiden Werten liegen zwischen 1,13 und 0,90 74% der Werte.

(Entnommen Pflügers Arch. **214**, 393, Tabelle 5a.)

Fälle einen spezifischen Arbeits-R.Q. von 1,0 aufwiesen, entsprach bei den übrigen Vpn. der spezifische Arbeits-R.Q. dem Ruhe-R.Q.; d. h. es wurden hier Kohlehydrat und Fett in annähernd gleichem Verhältnis wie bei Ruhe verbrannt. Demnach scheinen zumeist Kohlehydrate bei der Energielieferung für kurzdauernde körperliche Arbeit eine bevorzugte Rolle zu spielen.

Nach neueren Untersuchungen von Best, Furusawa und Ridout[1] ist die Höhe des spezifischen Arbeits-R.Q. von der Schwere der Arbeitsleistung abhängig; bei leichter beträgt er weniger als 1,0; bei mittlerer 1,0 und bei schwerer erreicht er Werte, die weit über 1,0 liegen, obwohl alle Kautelen der R.Q.-Bestimmung dabei beobachtet wurden. Die Autoren neigen zu der Deutung, daß bei schwerer körperlicher Arbeit in großer Menge K.H., speziell Zucker, mobilisiert werden. Wird nun die Arbeit plötzlich abgebrochen, so befindet sich im Körper eine große Menge mobilisierter K.H., die nicht mehr gebraucht und dann in sauerstoffärmere Substanzen, besonders Fettsäuren, umgewandelt werden.

Bei länger fortgesetzter Arbeit (Laufen, 146 Schritt/min) sinkt der Arbeits-R.Q., Furusawa[2] fand bei fortgesetzter mäßiger Arbeit (mittlere O_2-Aufnahme 1,9 l/min):

Tabelle 27.

Bei 15	Minuten	Dauer	einen	Arbeits-R.Q.	von	0,99,
„ 20	„	„	„	„	„	0,98,
„ 28	„	„	„	„	„	0,94,
„ 30	„	„	„	„	„	0,88,

also eine Hinzuziehung von Fett nach 20 Minuten dauernder Arbeit.

Lindhard[3] wandte sich gegen die Deutung von Furusawa und Simonson. Jedoch zeigen auch seine Vpn. bei der von ihm gewählten Standardarbeit bei

[1] Best, Furusawa u. Ridout: Prc. roy. Soc. B. **104**, 119, (1929).
[2] Furusawa: Zitiert auf S. 794. [3] Lindhard: Biol. Meddelelser **6**, 7 (1927).

kurzen Arbeitsleistungen meist spezifische Arbeits-R.Q. von 1,0. Die abweichenden Ergebnisse bei einer seiner Vpn. können in der individuellen Verschiedenheit, vielleicht auch in dem von Best und Mitarbeitern beobachteten Moment der Arbeitsschwere, die sich natürlich auch individuell auswirken kann, begründet liegen. Jedenfalls scheint heute kein prinzipieller Widerspruch zu den Versuchsergebnissen von Lindhard zu bestehen.

Furusawa[1] unternahm gleichartige Versuche bei vorwiegender Fettkost und fand auch hier bei kurzen Arbeitsleistungen und einem Ruhe-R.Q. von 0,71 einen Arbeits-R.Q. von 1,0. Bei kurzdauernder Arbeit werden also nach Furusawa[1], unabhängig von der Art des eingeführten Nahrungsstoffes, primär stets Kohlehydrate zersetzt. Bei einseitiger Fetternährung sinkt jedoch bei zunehmender Arbeitsdauer der spezifische Arbeits-R.Q. weit rascher ab; bereits nach 7 und 9 Minuten findet Furusawa eine Erniedrigung des spezifischen Arbeits-R.Q. auf 0,92. Die Glykogenvorräte sind hier jedenfalls viel geringer, so daß Fett zur Energielieferung weit eher herangezogen wird; es ist von Interesse, daß nach 9 Minuten Arbeit bei Fettkost sich die Vp. so müde fühlte, wie nach einem Marsch von über 20 (englischen) Meilen. Abb. 281 zeigt das Absinken des Arbeits-R.Q. bei normaler Ernährung und bei Fettkost in den Versuchen von Furusawa[1]. Auch beim Diabetiker werden, nach Untersuchungen von Hetzel und Long[2], primär bei kurzen Arbeitsleistungen nur Kohlehydrate verbrannt. Ähnlich wie bei Fetternährung sinkt aber auch beim Diabetiker mit zunehmender Arbeitsdauer der spezifische Arbeits-R.Q. rascher ab und nach Richardson und Levine[3] ist der Arbeits-R.Q. beim Diabetiker um so niedriger, je schwerer der Diabetes ist.

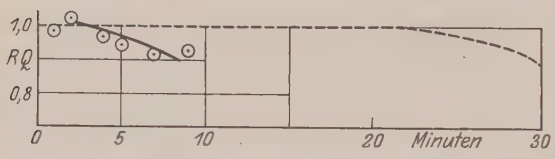


Abb. 281. Verlauf des Arbeits-R.Q. bei normaler Ernährung (gestrichelt) und vorwiegender Fettkost (ausgezogen).

Die älteren Untersuchungen von Zuntz und Hagemann[4] am Pferde bilden eine interessante Ergänzung zu den genannten Versuchen. Es handelt sich hier um Untersuchungen bei länger fortgesetzter Arbeit. Die lange Dauer der Arbeit ist ohne das Bestehen eines steady state nicht denkbar; im Verlaufe des steady state, in welchem die Versuchsabnahme erfolgte, ist der Mehrverbrauch gegenüber dem Ruheumsatz durch Oxydation des zur Arbeit herangezogenen Nährstoffes bedingt. Allerdings ist in den Versuchen von Zuntz und Hagemann[4] nur der Gesamtverbrauch berücksichtigt. Zuntz und Hagemann[4] fanden bei 95 Minuten dauernder Arbeit einen Verbrauch von 37,5 g Fett und 525,1 g K.H.; sodann ließen sie die gleiche Arbeit noch 27 Minuten hindurch fortsetzen und fanden in dieser zweiten Arbeitsperiode pro Minute einen Verbrauch von 2,692 g Fett und 0,158 g Glykogen. 525 g Glykogen entsprechen nach einer Berechnung von Zuntz und Hagemann[4] bei dem 424 kg schweren Pferde etwa $^1/_4$ des gesamten Glykogenvorrats (2200 g); trotzdem also nach 95 Minuten $^3/_4$ des Körperglykogens noch vorhanden sind, wird der Verbrauch für die Arbeit jetzt schon fast ganz durch Fett bestritten; während der ersten Arbeitsperiode verbrennt 14mal so viel Glykogen als Fett, bei der zweiten 17mal so viel Fett als Glykogen. Es ergibt sich also auch aus diesen Versuchen von Zuntz und Hagemann[4], besonders da der Verbrauch für den Ruheumsatz nicht eliminiert ist, daß primär

[1] Furusawa: Zitiert auf S. 794.
[2] Hetzel u. Long: Proc. roy Soc. B. **99**, 279 (1926).
[3] Richardson u. Levine: J. of biol. Chem. **66**, 161 (1925).
[4] Zuntz u. Hagemann: Stoffwechsel des Pferdes. Berlin 1898.

zur Arbeitsleistung K.H. und erst sekundär Fette herangezogen werden. Auch die bekannte Hypoglykämie nach vorausgegangener Muskelarbeit spricht für die Erschöpfung des K.H.-Depots.

Untersuchungen des Verfassers[1] ergaben, daß auch der *Arbeitstyp* von Einfluß auf die Höhe des spezifischen Arbeits-R.Q. ist. Bei Untersuchungen des Formens ergab sich, daß die betreffende Versuchsperson beim Formen und allen beim Formen vorkommenden Arbeitselementen den gleichen Arbeits- und Ruhe-R.Q. aufwies, also bei Arbeit und Ruhe die Nährstoffe im gleichen Verhältnis verbrannte. Dieselbe Versuchsperson hatte dagegen bei der ihr ungewohnten Arbeit des Kniebeugens einen spezifischen Arbeits-R.Q. von genau 1,0. In diesen Versuchen konnte der Einfluß einer verschiedenen Arbeitsdauer ausgeschlossen werden. Es wird deshalb auf das Bestehen eines Trainingsvorganges geschlossen, der zu einer Anpassung des Stoffwechsels (vielleicht besonders in den trainierten Muskeln) in der Weise geführt hat, daß bei den eingefahrenen, jahrelang täglich ausgeführten Arbeitselementen sogleich Fett mobilisiert wird. (Da das Formen eine sehr schwere Arbeit ist, können die Befunde nicht nach Best[2] auf die Parallelität zwischen R.Q. und Arbeitsschwere zurückgeführt werden.)

Außer dem Arbeitstyp und der individuellen Konstitution spricht möglicherweise auch noch ein Einfluß der Art bei der Proportion der bei Arbeit verbrennenden Nährstoffe mit. So finden Rapport und Ralli[3] bei *Hunden*, daß bei mäßiger Arbeit bei Ruhe und Arbeit derselbe R.Q. besteht, d. h. die Nährstoffe in gleichem Verhältnis verbrannt werden.

Auch bei wechselnder Ernährung konnten die gleichen Beobachtungen gemacht werden; bei vorwiegender Fettkost (90% Fett, 10% Eiweiß) wurde vorwiegend — in einem Versuch sogar ausschließlich — Fett verbrannt, bei vorwiegender K.H.-Kost (90% K.H., 10% Eiweiß) fast ausschließlich K.H.

In mehreren Versuchen mit vorwiegender K.H.-Kost ließ sich nachweisen, daß die in der Ruhe bestehende Umwandlung von K.H. in Fett (R.Q. über 1,0) bei körperlicher Arbeit zurücktrat, es wurden hier die K.H. direkt zur Bestreitung des Energiebedarfs bei körperlicher Arbeit verwandt.

Ein Einfluß des Zeitfaktors auf die Art der verbrennenden Nahrungsstoffe kann in den Versuchen von Rapport und Ralli[3] keine wesentliche Rolle spielen, da die Versuchsergebnisse bei 15 wie bei 45 Minuten Arbeitsdauer die gleichen waren.

Es bleibt noch die Frage zu untersuchen, ob Fette direkt zur Arbeitsleistung herangezogen werden oder in K.H. umgewandelt werden müssen. Beim isolierten Muskel fand Winfield keine Veränderung des Fettgehaltes bei Arbeit; Meyerhof und Hill kamen auf Grund chemischer und physikalischer Überlegungen zu dem Schluß, daß allein durch Spaltung von K.H. die Energie für die Muskelkontraktion gewonnen wird. Meyerhof und Himwich[4] fanden bei Fettkost an Rattenmuskeln den Glykogengehalt, die bei der Starre gebildete M.S. und die entwickelte Spannung geringer als bei normaler Kost. Am isolierten Muskel scheinen demnach die einzige Energiequelle für die Muskelkontraktion die K.H. zu sein. Hierfür sprechen auch weitere Versuche von Meyerhof und Himwich[4], die den R.Q. des isolierten Muskels auch der fetternährten Ratte gleich 1,0 fanden, sowie die Versuche von Burn und Dale[5], die bei Durchströmung des Muskelpräparates mit zuckerhaltigem Blut auch bei der diabetischen Katze einen

[1] Simonson: Arb.physiol. **1** (1929). [2] Best: Zitiert auf S. 795.
[3] Rapport u. Ralli: Amer. J. Physiol. **83**, 450 (1928).
[4] Meyerhof u. Himwich: Pflügers Arch. **202**, 164 (1924); **205**, 415 (1924).
[5] Burn u. Dale: J. of Physiol. **65**, 35 (1914).

R.Q. von 1,0 beobachteten. Mit dem Verhalten des ganzen Organismus lassen sich die Befunde am isolierten Muskel nicht ohne weiteres vergleichen; die Mobilisation des Fettes beruht zum großen Teil auf nervösen oder hormonalen Vorgängen (Wertheimer[1]), die am isolierten Muskel fehlen. Außerdem lassen die durchaus anderen Verhältnisse beim ausreichend durchbluteten im Vergleich zum absterbenden Muskel keine exakte Vergleichsmöglichkeit zu.

Diese Fehlerquellen wurden zum Teil ausgeschaltet in Versuchen von Himwich und Rose[2], die den Gaswechsel bei ausreichend durchbluteten Säugetiermuskeln an zu- und abströmenden Blut maßen. Bei ruhenden Säugetiermuskeln war der R.Q. in gleicher Höhe wie der des ruhenden ganzen Tieres. Bei Hungerhunden lag der R.Q. der Muskeln bei tetanischer Reizung unter 1, bei 0,81 im Durchschnitt. Auch hier muß ein Tiefstand der Glykogendepots angenommen werden und entweder direkte oder indirekte Verwertung des Fettes zur Muskelarbeit, entsprechend den Befunden am ganzen Organismus.

Himwich und Castle[3] setzten die Untersuchungen fort; auch hier ergab sich bei ruhenden, nach der Methode von Castle und Ray kreislaufisolierten Muskeln derselbe R.Q. wie beim ganzen Körper. Allerdings scheint es möglich, daß sich bei Untersuchung anderer Arten etwas andere Verhältnisse ergeben.

Am ganzen Organismus muß eine Umwandlung von Fett in K.H. einen Energieverlust bedingen, der als Verschlechterung des Wirkungsgrades körperlicher Arbeit in Erscheinung treten muß. Chauveau[4] nahm hierbei einen Energieverlust von 30% an, eine Ansicht, der von Zuntz[5] heftig entgegengetreten wurde. Die exakten neueren Versuche von Krogh und Lindhard[6] klärten diese Frage qualitiv, wenn auch nicht quantitativ zugunsten von Chauveau[4]; es erwies sich der Verbrauch pro Einheit geleisteter äußerer Arbeit als eine Funktion des R.Q., am niedrigsten war er bei einem R.Q. von 1,0, am höchsten bei einem R.Q. von 0,71 (vgl. Tab. 28).

Tabelle 28.

Versuchsperson	Anzahl der Versuche	Calorien pro Arbeitseinheit		Differenz
		aus Fett	aus K.H.	%
M. N.	27	4,58	4,08	10,9
M. N.	15	4,68	4,18	10,7
O. H.	33	4,79	4,32	9,8
O. H.	49	4,52	4,10	9,3
O. H.	24	4,57	4,15	9,2

Als Mittelwerte berechnen Krogh und Lindhard[6]

bei einem R.Q. von 0,71 4,6 Calorien pro Arbeitseinheit
„ „ „ „ 1,00 4,1 „ „ „

dies entspricht einem Energieverlust bei Umwandlung des Fettes von 11%.

Durch diese Versuche ist nur bewiesen, daß bei der Verbrennung von Fett zu körperlicher Arbeit ein Energieverlust eintritt; eine Umwandlung von Fett in K.H. erscheint wahrscheinlich, folgt aber nicht notwendigerweise hieraus. Aus der Verbrennung der K.H. bei der Arbeit des isolierten Muskels wird die

[1] Wertheimer: Pflügers Arch. **213**, 262 (1926).
[2] Himwich u. Rose: Proc. Soc. exper. Biol. a. Med. **24**, 169 (1926).
[3] Himwich u. Castle: Amer. J. Physiol. **83**, 92 (1927).
[4] Chauveau: C. r. Acad. Sci. Paris **123** (1896).
[5] Zuntz: Pflügers Arch. **138**, 167 (1896).
[6] Krogh u. Lindhard: Biochemic. J. **14**, 290 (1916).

Energie zur Glykogensynthese gewonnen; es läßt sich nicht einsehen, warum nicht die Energie hierzu durch Verbrennung von Fetten, wenn auch unter schlechterem Wirkungsgrad gewonnen werden kann. Nach Versuchen von DURIG[1] und von ATWATER[2] und letzthin von KRUMMACHER[3] kann Alkohol zur Arbeitsleistung an Stelle anderer Nährstoffe herangezogen werden; es ist auch hier durchaus denkbar, daß aus der Verbrennung des Alkohols die Energie zur Glykogensynthese gewonnen wird. Daß bei Fettverbrennung der Wirkungsgrad der Erholung etwas geringer ist, erscheint durchaus möglich, ohne Umwandlung in K.H. annehmen zu müssen. Die Versuche von KROGH und LINDHARD[4] lassen mithin nur die Möglichkeit zu, daß eine Umwandlung von Fetten in K.H. eintritt, ohne eine solche aber zu beweisen. Entschieden wird die Frage erst durch den Nachweis von R.Q. unter dem der Fettverbrennung. In der Tat sind nach anstrengenden Märschen sehr niedrige R.Q., zum Teil unter dem der Fettverbrennung gefunden worden (DURIG[1], ZUNTZ und SCHUMBURG[5]). Es handelt sich hierbei nicht um CO_2-Speicherung, sondern um wirkliche Ruhe-R.Q., die am Tage nach der Arbeitsleistung bestimmt wurden. ZUNTZ und SCHUMBURG[5] wie DURIG[1] fanden, daß die Ruhe-R.Q. nach Marschtagen mit jedem Tage tiefer lagen und führten dies auf die Erschöpfung der Glykogendepots und ihre Auffüllung aus anderen Nährstoffen zurück.

Diese Umwandlung ist, wie DURIG[1] feststellte, ein sehr langsam verlaufender Prozeß und wird durch hinzutretende Arbeit nicht oder nur wenig beeinflußt.

Die Ergänzung der Kohlehydratvorräte aus Fett (tertiäre Erholungsphase nach HILL) ist also nach *schweren* Arbeitsleistungen durch die Versuche von ZUNTZ und DURIG[6] sicher bewiesen; hieraus folgt notwendigerweise die Frage, welches Ausmaß der Arbeit notwendig ist, um zu einer derartigen Erschöpfung der Glykogenvorräte zu führen und besonders ob diese Vorgänge auch bei industriellen Vorgängen eine Rolle spielen.

In bisher unveröffentlichten Versuchen von DOLGIN und dem Verfasser[7] konnte nachgewiesen werden, daß nach 8stündiger Arbeit beim Formen mit einem durchschnittlichen täglichen Arbeitsenergieverbrauch von 2400 Calorien bei normalem Ruhe-R.Q. die speziellen Arbeit-R.Q. sehr beträchtlich niedriger und zum Teil unter dem R.Q. der Fettverbrennung liegen (übereinstimmende Beobachtungen an 4 Vpn.). Die Glykogendepots sind demnach zur Bestreitung des Ruheverbrauchs noch ausreichend; beim Hinzutreten äußerer Arbeit jedoch wird Fett mobilisiert, zum Teil unter Umwandlung in Kohlehydrate. Auf Grund dieser Versuche erscheint es immerhin wahrscheinlich, daß bei körperlicher Arbeit Fett vor der Verbrennung in Kohlehydrat umgewandelt wird oder werden kann. Wir können hierin, ähnlich wie in den Versuchen von ZUNTZ und HAGEMANN[8] beim Pferde einen kompensatorischen Vorgang zur Schonung der Glykogenreserven sehen.

Es ist bisher nicht sicher nachgewiesen, daß eine derartige Erschöpfung der Glykogenreserven, wie sie in dem Absinken des R.Q. nach anstrengenden Marschtagen in den Versuchen von ZUNTZ und SCHUMBURG[5] und DURIG[1] zutage tritt, direkt schädlich ist. Doch liegt es auf der Hand, daß ein derartiger Erschöpfungszustand physiologisch als ungünstig angesehen werden muß und

---

[1] DURIG: Pflügers Arch. **113**, 341 (1906).
[2] ATWATER: Erg. Physiol. **3**, 497 (1904).
[3] KRUMMACHER: Vortrag Dtsch. physiol. Ges. Frankfurt a. M. 1927.
[4] KROGH u. LINDHARD: Zitiert auf S. 798.
[5] ZUNTZ u. SCHUMBURG: Physiol. d. Marsches. Berlin 1902.
[6] ZUNTZ u. DURIG: Virchows Arch. **1904**, 417.
[7] DOLGIN u. SIMONSON: Erscheint Arb.physiol. 1930.
[8] ZUNTZ u. HAGEMANN: Zitiert auf S. 796.

zum Teil wenigstens den physiologischen Ausdruck des Erschöpfungsgefühls darstellt. Zuntz forderte demgemäß folgerichtig, daß nach höchstens drei Marschtagen ein Ruhetag zur Auffüllung der Glykogenvorräte eingeschaltet werden sollte.

Für arbeitsphysiologische Forschungen haben diese Anregungen von Zuntz ein ganz besonderes Interesse, da hier die Frage der notwendigen Erholungstage bzw. des Achtstundentages berührt wird. Wie oben erwähnt, führt beim Formen die 8 Stunden hindurch fortgesetzte Arbeit zu einer recht erheblichen Erschöpfung der Glykogenvorräte. Nun wird die Hauptmahlzeit gewöhnlich erst nach beendeter Tagesarbeit aufgenommen, und die wesentliche Frage lautet, ob die Glykogendepots innerhalb der Ruhezeit wieder genügend aufgefüllt werden. Die Versuche des Verfassers[1] ergaben, daß die Ruhe- und besonders die spezifischen Arbeits-R.Q. gegen Wochenende deutlich absinken. Berechnet man den Mittelwert sämtlicher spezifischer Arbeits-R.Q., so liegen oberhalb dieses Mittelwertes (0,79) alle Einzelwerte von Montag bis Donnerstag, unterhalb die von Freitag und Sonnabend. Besonders am Sonnabend unterschreitet der spezifische Arbeits-R.Q. oft den Wert der Fettverbrennung. Auf Grund dieser Befunde wäre anzuregen, schon den 6. Wochentag als Ruhetag einzuschalten. In gewisser Weise kommen die $1^1/_2$ arbeitsfreien Tage (Sonnabendnachmittag und Sonntag) dieser Forderung entgegen; und aus der Höhe des R.Q. am Montag folgt ja auch, daß die $1^1/_2$ freien Tage zur Auffüllung der Glykogenvorräte genügen. Wahrscheinlich trifft das aber nicht für alle industriellen Arbeitselemente zu, und in der Methode der Bestimmung der Ruhe- und besonders der spezifischen Arbeits-R.Q. haben wir allem Anschein nach ein Mittel zur physiologischen Beurteilung der Arbeitszeitregelung. Sicher trifft ein schematischer Achtstundentag und die kalender- und gewohnheitsmäßige Festsetzung von 1 Erholungstag auf 6 Arbeitstage nicht für alle Fälle das Richtige.

Auch für klinische Fragestellungen scheint in mancher Hinsicht die Bestimmung des spezifischen Arbeits-R.Q. aussichtsreich zu sein, z. B. bei Beurteilung des Zustandes oder der Rekonvaleszenz bei Krankheiten, bei denen die Glykogenreserven wahrscheinlich sehr beansprucht werden, wie z. B. bei Typhus, bei Malaria, Diabetes oder Basedow.

Für die Frage, wieweit Fett direkt zur Muskelarbeit herangezogen werden kann, sind Untersuchungen beim phlorrhizinvergifteten Tier von Interesse, da ja hier die Fähigkeit zur K.H.-Verbrennung weitgehend herabgesetzt ist. Aus derartigen Versuchen von Rapport und Ralli[2] geht auch hervor, daß bei Ruhe wie bei Arbeit die Fähigkeit zur K.H.-Verbrennung erheblich eingeschränkt ist, also ein entgegengesetzter Befund wie in den Versuchen von Hetzel und Long[3] beim menschlichen Diabetes. Allerdings sind Diabetes und Phlorrhizinvergiftung nicht ohne weiteres vergleichbar; auch kann man von den Verhältnissen bei Phlorrhizinvergiftung nur schließen, daß wahrscheinlich in diesem Zustande Fett direkt zur Energielieferung für die Arbeit herangezogen wird, nicht aber, wieweit dieser Vorgang auch normalerweise stattfindet.

Hill, Long und Lupton[4] fanden in ihren Versuchen bei maximaler Arbeitsleistung den R.Q. nach beendeter Erholung stets etwas geringer als den ursprünglichen Ruhe-R.Q., zugleich fast stets eine geringe Erhöhung des O_2-Verbrauchs (5—10%). Es liegt nahe, diese beiden Befunde miteinander zu verbinden und als Umwandlung von Fett in K.H. zu deuten, der gesteigerte O_2-Verbrauch wäre dann der Ausdruck des Energieverlustes der Umwandlung.

[1] Simonson: Arb.physiol. **1**, H. 5 (1929).
[2] Rapport u. Ralli: Amer. J. Physiol. **85**, 21 (1928).
[3] Hetzel u. Long: Zitiert auf S. 796.
[4] Hill, Long u. Lupton: Zitiert auf S. 740.

Die Ergänzung der K.H.-Vorräte aus Fett kann nach HILL als *tertiäre Erholungspause* bezeichnet werden.

Es sei hier darauf hingewiesen, daß das arbeitende isolierte Herz von Warmblütern nach Untersuchungen von EVANS[1] einen R.Q. von 0,84 aufweist; es verbrennt also die Nährstoffe im gleichen Verhältnis wie der ruhende Organismus. Das Herz von diabetischen Tieren arbeitet bei einem R.Q. von 0,71 (durch Insulin zur Norm gesteigert), also unter dem Bilde ausschließlicher Fettverbrennung. Nach neueren Untersuchungen von E. A. MÜLLER[2] mit vervollkommneter Methodik ist am STARLINGschen Herzlungenpräparat der R.Q. durchschnittlich 0,93, beruht also auf vorwiegender K.H.-Verbrennung.

Zusammenfassend kann gesagt werden, daß bei Arbeitsleistung primär meist K.H. verbrannt werden; Fette werden erst im weiteren Verlauf der Arbeit herangezogen und möglicherweise vor der Verbrennung in K.H. umgewandelt.

Daß Kohlehydrate bei körperlicher Arbeit eine bevorzugte Rolle spielen, läßt sich indirekt auch aus der Beeinflussung der spezifisch-dynamischen Wirkung durch hinzutretende körperliche Arbeit schließen. Die spezifisch-dynamische Wirkung läßt sich, auch wenn rein stoffwechselstimulierende Substanzen sehr wahrscheinlich eine Rolle spielen, energetisch als den bei der Apposition der Nahrungsstoffe eintretenden Energieverlust deuten. Können nun bei hinzutretender Arbeit die eingeführten Nahrungsstoffe direkt zur Energielieferung für die Arbeit nutzbar gemacht werden, so muß man eine Einschränkung der spezifisch-dynamischen Wirkung erwarten. Bei Bestimmung des Ruheumsatzes nüchtern und nach Mahlzeit und des Umsatzes bei einer Standardarbeit muß dann die Differenz zwischen Ruhe- und Arbeitsumsatz abnehmen.

ORR und KINLOCH[3] unternahmen Versuche zur Klärung dieser Frage.

Es wurde eine Standardarbeit (4 Minuten Gehen) zuerst nüchtern, dann nach Zufuhr von Eiweiß (100 g Plasmon = 540 Calorien), K.H. (80 g Rohrzucker = 540 Calorien) oder Fett (35 g = 480 Calorien) geleistet.

Tabelle 29.

Nahrung	Umsatz (Calorien)					
	nüchtern			nach Mahlzeit		
	Ruhe	Arbeit	Differenz	Ruhe	Arbeit	Differenz
K.H.	1,11	4,82	3,71	1,29	4,94	3,65
Eiweiß	1,14	4,99	3,85	1,32	5,27	3,95
Fett	1,08	4,85	3,77	1,19	4,96	3,77

Bei Zufuhr von Fett und Eiweiß ist die Differenz, die dem Arbeitsmehrverbrauch entspricht, gleich oder größer als die Nüchterndifferenz, bei Zufuhr von K.H. dagegen (bei annähernd gleich hohem Gesamtverbrauch) geringer. Aus diesen Versuchen geht eine Einsparung allein der sp.d.W. der K.H. bei körperlicher Arbeit hervor.

ORR und KINLOCH[3] geben selbst eine abweichende Erklärung; sie nehmen an, daß nach der K.H.-Mahlzeit während der Arbeit die sp.d.W. abklingt; da die Arbeit nur 4 Minuten dauerte, erscheint aber diese Erklärung bei dem allgemein bekannten protrahierten Verlauf der sp.d.W. unwahrscheinlich.

Die Versuche von ORR und KINLOCH[3] zeigen, daß von *zugeführten* Nahrungsstoffen nur K.H. direkt verwertet werden können. Natürlich sagt dies nichts aus über die Heranziehung von Nahrungsstoffen nach erfolgter Apposition. Aber zweifellos ergibt sich eine Überlegenheit zugeführter K.H. zur Energielieferung für körperliche Arbeit. RAPPORT[4] konnte die Befunde von ORR und

[1] EVANS: J. of Physiol. **47**, 446 (1914).
[2] MÜLLER, E. A.: Vortr. Dtsch. Physiol. Ges. Frankfurt a. M. (1927).
[3] ORR u. KINLOCH: J. Army med. Corps **36**, 81 (1921).
[4] RAPPORT: J. of biol. Chem. **1929**, 238.

Kinnloch kürzlich bestätigen und erweitern. Er fand, daß die spezifisch dynamische Wirkung von Glukose und Fett bei Hunden während körperlicher Arbeit und Erholung verschwindet, im Gegensatz zu der Stoffwechselerhöhung nach Eiweiß.

Energieumsatz und Ventilation.

Im vorliegenden Abschnitt wird auf die Atmung nur insoweit Bezug genommen, als sie mit dem Ablauf der Energieumsetzungen unmittelbar korreliert. Die Funktion und Regulation der Atmung im engeren Sinne ist in dem Beitrag von Hansen[1] abgehandelt.

Es wurde bereits bei der Behandlung des Verlaufs des O_2-Verbrauchs darauf hingewiesen (S. 756), daß der Abfall in der Erholung in bestimmter Weise von der zugrunde liegenden Exponentialfunktion abweicht, während CO_2-Ausscheidung und besonders Ventilation in Form einer fast reinen Exponentialkurve absinken. Die Abweichung der O_2-Verbrauchskurve besteht darin, daß zuerst mehr (beim Kniebeugen bis zirka zur 3. Erholungsminute), später weniger O_2 aufgenommen wird, als es der zugrunde liegenden Exponentialkurve entspricht.

Rechnerisch wird der O_2-Verbrauch in Kubikzentimeter dadurch erhalten, daß man das Ventilationsvolumen (auf 0° C, 760 mm Druck und Trockenheit reduziert) mit der Differenz des Prozentgehalts des O_2 zwischen Inspirations- und Exspirationsluft (nach Korrektur auf die Volumdifferenzen zwischen Ex- und Inspirationsmenge nach Simonson und Hebestreit[2]) multipliziert. Wir bezeichnen diese Differenz als prozentisches O_2-Defizit der Exspirationsluft.

Es läßt sich daraus folgern, daß die Höhe dieses %-O_2-Defizits der Abweichung der O_2-Verbrauchskurve von der Ventilation zugrunde liegt. Aus dem Verlauf der Abweichung ergibt sich, daß der Wert des %-O_2-Defizits, d. h. die Ausnutzung des Ventilations-O_2, am Beginn der Erholung am höchsten ist, in der 2. Erholungsminute abnimmt, in der 3. den Ruhewert meist unterschreitet und sich gegen Ende der Erholung wieder dem Ruhewert nähert.

Der absolute Wert des Sauerstoffgehalts in der Exspirationsluft verhält sich naturgemäß umgekehrt: am Beginn der Erholung ist er am niedrigsten, steigt dann an und nähert sich gegen Ende der Erholung wieder dem Ruhewert.

Da der Höchstwert, bei Betrachtung der Erholungsphase allein, am Anfang liegt, muß *während der Arbeit* das %-O_2-Defizit zu- bzw. der O_2-Gehalt der Exspirationsluft abnehmen.

Der normale Gang der O_2-Konzentration in der Exspirationsluft ist aus Häufigkeitskurven ersichtlich, die von Gollwitzer-Meier und dem Verfasser[3] an einem Material von 78 Versuchen an 40 Vpn. gewonnen wurden. Als Standardarbeit dienten 30 Kniebeugen in einer Minute.

Es wird dabei die auf eine bestimmte Abszissenheit kommende Anzahl der Fälle in Prozent der Gesamtzahl als Ordinate eingetragen. Die Größe des Areals zwischen der Verbindungslinie der einzelnen Ordinaten und der Abszisse bezeichnet die Häufigkeit in dem jeweiligen Abszissenabschnitt.

Die Abb. 282 und 283 zeigen den Verlauf der O_2-Konzentration (als %-O_2-Defizit ausgedrückt) in der Exspirationsluft. Aus der Verschiebung der Häufigkeitsareale geht der oben skizzierte Gang deutlich hervor; während der Arbeit nimmt das %-O_2-Defizit stark zu, erreicht am Arbeitsende gewöhnlich, mitunter auch erst in der 1. Erholungsminute, den Gipfelpunkt und sinkt im weiteren Verlauf der Erholung in der beschriebenen Weise. Ein ähnlicher Verlauf ergibt sich bei anderen Arbeitstypen in Untersuchungen von Kahn[4] und von Hebestreit[5].

[1] Hansen: Dies. Handbuch XV, II.
[2] Simonson u. Hebestreit: Arch. f. Physiol. **1** (1929).
[3] Gollwitzer-Meier u. Simonson: Z. exper. Med. 1930.
[4] Kahn: Organisazia Truda **1928**, Nr 3. [5] Hebestreit: Zitiert auf S. 747.

Bei Betrachtung der normalerweise vorkommenden Streuungen fällt der sehr große Spielraum auf; z. B. werden in der Ruhe Werte von 2,4—6% beob-

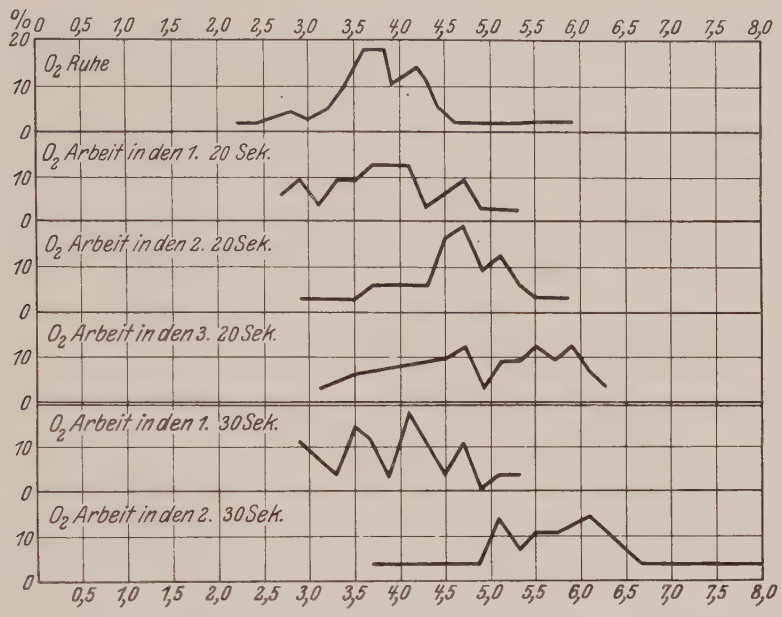


Abb. 282. Gang der O_2-Ausnutzung der Atemluft, in Haufigkeitskurven von 78 Versuchen dargestellt, bei Arbeit; Unterteilung der Arbeit (Gesamtdauer 1 Minute) in 3 Perioden zu 20 Sek. bzw. 2 Perioden zu 30 Sek.

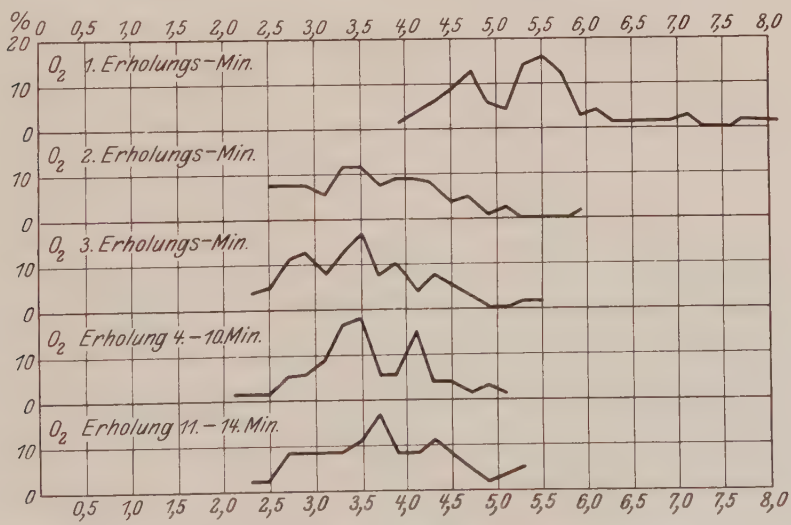


Abb. 283. Gang der O_2-Ausnutzung der Atemluft in der Frholung; Häufigkeitskurven von 78 Versuchen.

achtet. Bei der Arbeit und Erholung findet eher eine Verbreiterung der Häufigkeitsareale statt.

Dieser große normale Schwankungsbereich ist methodisch von Interesse, weil häufig pathologische Fälle mit verhältnismäßig sehr wenigen Normalfällen verglichen wurden.

Da das Verhalten der O_2-Konzentration in der Atmungsluft bei Arbeit und Erholung in bezug auf die Ruhewerte von Interesse ist, sind in Abb. 284 und 285 die *Differenzen* der O_2-Konzentration gegenüber der Ruhe in entsprechenden Häufigkeitskurven wiedergegeben. Man sieht, daß die Ruhewerte, die hier die O-Ordinate bezeichnet, am Ende der Arbeit und in der 1. Erholungsminute beträchtlich überschritten, in der 2. und besonders der 3. Erholungsminute meist unterschritten werden. Die Differenzen zwischen den beobachteten Maxima und Minima können bis zu 6—7% betragen, also das Doppelte des Durchschnittswertes des O_2-Defizits in der Ausatmungsluft.

Daß ein *derartiger Gang* im Laufe des Arbeitsversuchs stattfindet, ist auch aus folgendem Grunde bemerkenswert: Besonders in letzter Zeit ist das Verhältnis von Ventilation/Umsatz bzw. O_2-Verbrauch bei pathologischen Fällen zur Beurteilung und Kennzeichnung heran-

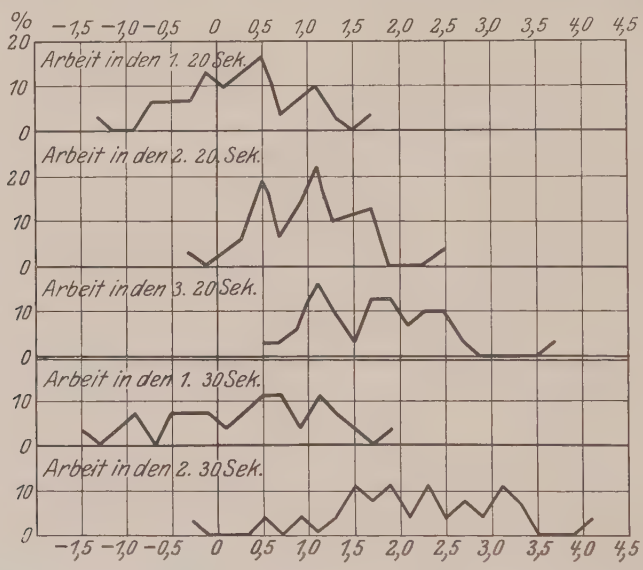


Abb. 284. Differenzen des O_2-Defizits der Atemluft bei Arbeit gegenüber der Ruhe (= O-Ordinate); Arbeit unterteilt in 3 Perioden zu 20 bzw. 2 Perioden zu 30 Sek. Häufigkeitsverteilung von 78 Versuchen.

gezogen worden. Es wurde hierbei lediglich die Gesamtbilanz berücksichtigt, d. h. der *gesamte* Mehrverbrauch an O_2 und Mehrventilation bei Arbeit + Erholung zueinander in Beziehung gesetzt; bei Abweichungen im Gange des O_2-Defizits der Atemluft nach oben wie nach unten in den verschiedenen Phasen kann aus der Gesamtbilanz der gewonnene Quotient wenig verändert sein und über die Größe der Abweichungen nichts aussagen. Versuche von Gollwitzer-Meier und Verfasser[1] zeigten, daß dies Verhalten z. B. bei Diabetes häufig ist: Beim Diabetes ist oft die O_2-Ausnutzung am Anfang der Erholung besser, im weiteren Verlauf schlechter als normalerweise. Dieser Gesichtspunkt ist natürlich auch wichtig beim Vergleich verschiedener Arbeitstypen untereinander; nach den Untersuchungen von Hebestreit[2] scheint aber bei allen Arbeitstypen ein ähnlicher Gang des Prozent-O_2-Defizits der Ausatmungsluft vorhanden zu sein.

Die Erklärung für das Verhalten der O_2-Ausnutzung der Atemluft muß im Verhältnis Kreislaufsteigerung : Ventilsteigerung gesucht werden. Am Anfang der Arbeit wird der Kreislauf durch die rückflußfördernde Wirkung der Bewegung gefördert; während die chemische Atemregulation Zeit zu ihrer Ausbildung bedarf. Infolgedessen steigt während der Arbeit die O_2-Ausnutzung der Atemluft.

[1] Gollwitzer-Meier u. Simonson: Z. exper. Med. 1930.
[2] Hebestreit: Zitiert auf S. 747.

In der Erholung sinkt die Kreislaufgeschwindigkeit infolge Aufhörens der Muskelbewegung rapid ab, während die Atmung infolge der chemischen Regulation noch hoch gehalten wird. Es kommt dadurch sehr bald, bei unseren Versuchen schon in der 2. bis 3. Erholungsminute, zu einem Überwiegen der Ventilationssteigerung über die Kreislaufsteigerung, was sich eben in dem Sinken der O_2-Ausnutzung zeigt.

Trotz der normalen großen Streuungsbreite fallen viele pathologischen Fälle deutlich aus dem Normalbereich heraus. Auch in der *Ruhe* liegen nach Untersuchungen von Gollwitzer-Meier und Verfasser[1] fast stets die Werte der Herzkranken und häufig die der Hypertoniker unter der unteren Normalgrenze.

Besonders auffallend ist das Unterschreiten der Normalwerte *während der Erholung* bei Herzkranken und bei Emphysematikern, zum Teil auch, obwohl geringeren Grades, bei Hypertonikern. Aus Versuchen von Eppinger, Kisch und Schwarz[2] wie von Herbst[3] geht das gleiche hervor, obwohl bei den genannten Autoren mehr der Quotient Ventilation/O_2 aus der Gesamtbilanz berücksichtigt wurde. Der aus der Gesamtbilanz gewonnene Quotient ist bei Kreislaufkranken deshalb zwar eindeutig, weil in jedem Zeitpunkt der Erholung die O_2-Ausnutzung bei Herzkranken schlechter ist als normalerweise; die größte Differenz findet sich jedoch in der 1. und 2. Erholungsminute, da hier die Beanspruchung des Kreislaufs besonders groß ist. Zur Kennzeichnung des Zustandes Kreislaufkranker gibt daher die O_2-Ausnutzung in der 1. bis 3. Erholungsminute bessere und größere Ausschläge als der aus der gesamten Arbeitsventilation berechnete Ausnutzungsquotient (K.V.Q.), dessen Bestimmung sich jedoch, wie weiter unten diskutiert wird, aus technischen Gründen rechtfertigt. Die schlechtere Ausnutzung des Ventilations-O_2 beim Herzkranken ist leicht erklärlich, da die Möglichkeit, den Kreislauf zu steigern oder auf der erforderlichen Höhe zu halten, bei Herzinsuffizienz stark herabgesetzt ist; zum Teil dürfte die schlechte Ausnutzung des Ventilations-O_2 beim Herzkranken auch auf die schlechtere Durchmischung in den Lungenalveolen (Lungenstarre) zurückzuführen sein. Ähnliche Vorgänge sind auch für die schlechte O_2-Ausnutzung bei Emphysem verantwortlich. Auch bei Behinderung der Brustkorbexkursion durch Binden fand Herbst[3] ähnliche Verhältnisse. Da Herxheimer bei

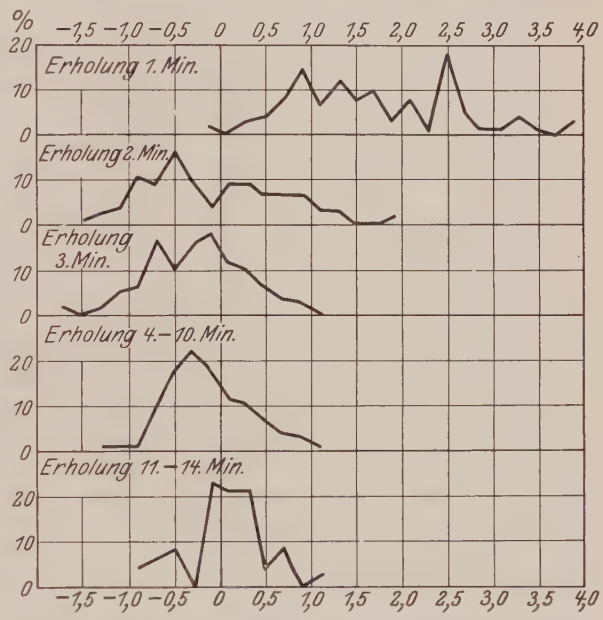


Abb. 285. Differenzen des O_2-Defizits der Atemluft in der Erholung gegenüber der Ruhe (= 0-Ordinate). Häufigkeitskurven von 78 Versuchen.

[1] Gollwitzer-Meier u. Simonson: Zitiert auf S. 804.
[2] Eppinger, Kisch u. Schwarz: Zitiert auf S. 738.
[3] Herbst: Zitiert auf S. 764.

Trainierten meist eine sehr *gute O_2-Ausnutzung* findet, könnte man dazu neigen, in der Ausnutzung des mit der Ventilation herangeführten O_2 einen Maßstab für körperliche Arbeitseignung zu sehen. Herbst[1] versuchte, hierfür eine breitere experimentelle Basis zu schaffen. Aus seinen Versuchen läßt sich allerdings zwischen O_2-Ausnutzung der Atmungsluft und Leistungsfähigkeit (Höchstgeschwindigkeit beim 3000 m-Lauf) nach Spearman nur eine Korrelation von $\varrho = 0{,}4$ errechnen.

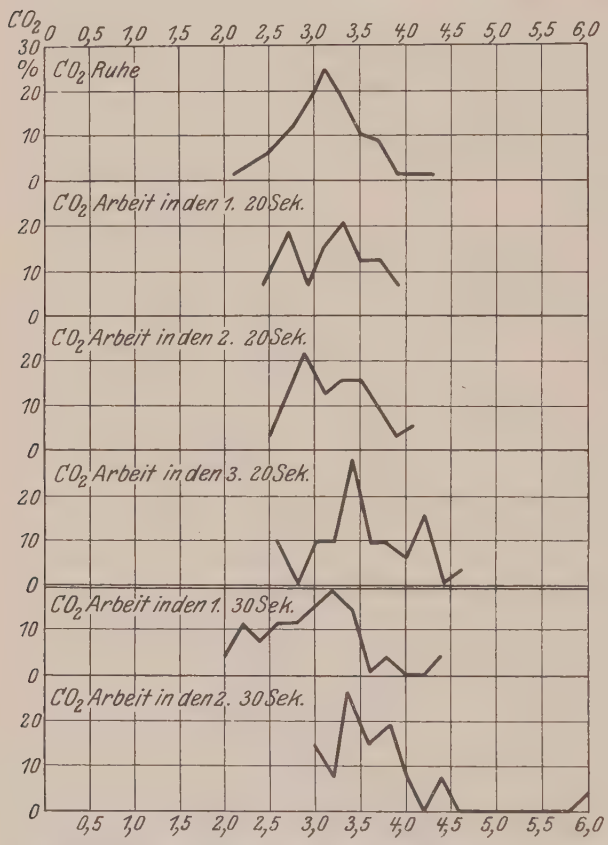


Abb. 286. CO_2-Konzentration der Atemluft bei Ruhe und Arbeit. Arbeit unterteilt in 3 Perioden zu 20 bzw. 2 Perioden zu 30 Sek. Häufigkeitskurven von 78 Versuchen.

Versagt schon dies Maß bei Normalen zur Kennzeichnung der Leistungsfähigkeit, so noch mehr bei Hinzuziehung pathologischer Fälle. So ist nach Versuchen von Herbst[1] bei künstlicher Stenosenatmung die O_2-Ausnutzung meist heraufgesetzt. Die Ursache liegt darin, daß bei dem herabgesetzten Ventilationsvolumen lediglich durch stärkere O_2-Ausnutzung der für die Verbrennungen notwendige O_2 entnommen werden kann. Auch bei Diabetes und Basedow findet sich häufig eine verbesserte O_2-Ausnutzung (Gollwitzer-Meier und Verfasser[2]). Es kommen also bei pathologischen Fällen aus verschiedenen Gründen Abweichungen nach beiden Seiten vor, und ein großer Teil liegt überhaupt noch im Normalbereich.

Damit soll natürlich nicht gesagt sein, daß die O_2-Ausnutzung für die Beurteilung eines pathologischen Zustandes belanglos ist; beim Vergleich z. B. von Kreislaufkranken können sicher wertvolle Schlüsse aus dem Grade der O_2-Ausnutzung gezogen werden. Der Verlauf der CO_2-Konzentration in der Atemluft ist, wie die in Abb. 286 dargestellten Häufigkeitskurven ergeben, ähnlich, wenn auch schwächer ausgeprägt als der der O_2-Konzentration. Bei der Arbeit des Kniebeugens steigt der CO_2-Gehalt, fällt dann in der Erholung, mitunter (in der 2. bis 3. Erholungsminute) unter den Ruhewert und nähert sich demselben gegen Ende der Erholung (Abb. 287).

Auch hier liegen die Werte von Kreislaufkranken, nach Untersuchungen von Bansi, Groscurth und Weigel[3] auch an Fettleibigen und Asthenikern, unterhalb des Normalbereichs. Der Kreislaufkranke konzentriert die CO_2 demnach nicht so stark wie der Normale in der Atemluft, wobei es dahingestellt

[1] Herbst: Zitiert auf S. 764.
[2] Gollwitzer-Meier u. Simonson: Zitiert auf S. 804.
[3] Bansi, Groscurth u. Weigel: Klin. Wschr. 8, 1409 (1929).

bleibt, ob die Überventilation oder die mangelnde Fähigkeit, CO_2 zu konzentrieren, das Primäre ist.

Die Häufigkeitsareale des CO_2-Gehalts der Exspirationsluft sind, besonders in der Ruhe, schmaler als die des O_2-Gehalts. Diese Beobachtung stimmt mit der bekannten engeren Beziehung zwischen CO_2-Konzentration und Ventilation gut überein.

Eine angenäherte Parallelität besteht aber auch zwischen dem Gang des O_2-Verbrauchs und der Ventilation (Hill und Mitarbeiter[1], Herbst, Simonson, besonders Hebestreit[2]). Bei bilanzmäßiger Betrachtung der gesamten Arbeitsventilation und des gesamten Arbeitsumsatzes (bzw. O_2-Verbrauch) geht auch aus Untersuchungen von Krogh und Lindhard[3], Mobitz[4] und Kaup und Grosse[5] eine gleichsinnige Beziehung zwischen Umsatz und Ventilation hervor. Nach den Untersuchungen von Kaup und Grosse[5] ist der Korrelationskoeffizient zwischen Umsatz und Ventilation höher als bei Gegenüberstellung irgendwelcher anderer biologischer Funktionsgrößen.

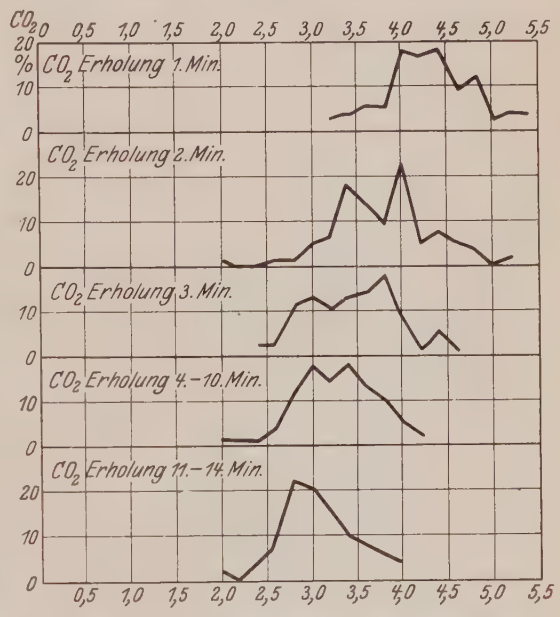


Abb. 287. Gang der CO_2-Konzentration der Atemluft in der Erholung nach 30 Kniebeugen in Häufigkeitskurven von 78 Versuchen.

Ein derartiger Zusammenhang zwischen Oxydation und Ventilation kann teleologisch damit erklärt werden, daß die Aufgabe der Ventilation im Energiewechsel darin besteht, den zur Verbrennung nötigen O_2 herbei- und die aus den Verbrennungen entstehende CO_2 fortzuschaffen. Damit ist natürlich noch nichts über den Mechanismus gesagt, da die Atmung im engeren Sinne reguliert. Der Quotient: $\frac{\text{reduz. Ventil. Vol.}}{\text{Calorien}}$ (= K.V.Q.; kalorischer Ventilationsquotient) gibt die Beziehungen zwischen Ventilationsgröße und Umsatz an; einen höheren K.V.Q. entspricht eine schlechtere O_2-Ausnutzung der Exspirationsluft.

In der Ruhe sind die Schwankungen des K.V.Q. nicht größer als die des G.U.; es kann also gesagt werden, daß die Größe des Ruhe-K.V.Q. für das betreffende Individuum ebensogut eine Konstante darstellt wie etwa die Höhe des G.U. Die Höhe des durchschnittlichen Ruhe-K.V.Q. ist individuell verschieden. Die Angabe von Kaup und Grosse[5], daß die Ausnutzung des mit der Ventilation herangeführten Sauerstoffs im allgemeinen bei größeren Individuen geringer, d. h. der K.V.Q. höher ist als bei kleineren Individuen, konnte vom Verfasser nicht bestätigt werden. Wovon auch die individuelle Höhe des K.V.Q. abhängt, so ergibt sich aus der individuellen ziemlich guten Konstanz des K.V.Q., die Verfasser auch bei Arbeit beobachten konnte, ein Zusammenhang zwischen Oxydation und Ventilation.

---

[1] Hill u. Mitarbeiter: Zitiert auf S. 740.
[2] Hebestreit: Zitiert auf S. 747.
[3] Krogh u. Lindhard: Zitiert auf S. 798.
[4] Mobitz: Klin. Wschr. 1928, S. 438.
[5] Kaup u. Grosse: Klin. Wschr. **1927**, 2184 u. 2223.

Als K.V.Q.-Arbeit wird folgender Quotient bezeichnet:

$$\frac{\text{Vent. Vol. bei Arb.-Ruhe-Vent. (cm}^3\text{, reduz.)}}{\text{Gesamtums. bei Arb.-G.U. (cal = spez. Arb.cal}}.$$

Es handelt sich hier um ein bilanzmäßiges Maß, in dem nicht der Gang im Verlauf des Versuchs zum Ausdruck kommt; gleichwohl erscheint für viele Fragestellungen die Berücksichtigung dieses Maßes ausreichend.

Technisch ist die Gewinnung eines derartigen rein bilanzmäßigen Wertes sehr viel einfacher als eine Bestimmung des Ganges der O_2-Ausnutzung, da hierzu ein einzelner Respirationsversuch genügt, während bei Bestimmung des Ganges 4—6 aneinandergeschlossene Respirationsversuche notwendig sind. Die einfache Technik gestattet und rechtfertigt damit die Anwendung dieses Maßes in größerem Umfange, besonders bei gröberen Ausschlägen.

Die O_2-Ausnutzung der Ventilationsluft ist bei verschiedenen Arbeitstypen im Verhältnis zu den Ruhewerten verschieden.

Beim Laufen und Gewichtheben findet sich übereinstimmend gegenüber der Ruhe eine stärkere Steigerung der Ventilation als des Umsatzes, d. h. eine Verminderung des CO_2- und Vermehrung des O_2-Gehaltes der Exspirationsluft (Steigerung des K.V.Q.-Arbeit). Beim horizontalen Gehen, Bergaufgehen, bei Dreharbeit und beim Kniebeugen ist das Gegenteil gefunden, Vermehrung der CO_2- und Verminderung der O_2-Konzentration in der Exspirationsluft (Verminderung des K.V.Q.-Arbeit gegenüber dem Ruhe-K.V.Q.). Derartige Verschiedenheiten ergeben sich zum Teil daraus, daß der Atemtyp nicht allein durch die chemischen Umsetzungen im Körper (Verschiebung der cH), sondern auch durch den Arbeitsmodus zwangsläufig bestimmt ist.

Bei statischer Arbeit ist die O_2-Abgabe des Blutes durch Kompression der Blutgefäße herabgesetzt; dies muß zu einer schlechteren Ausnutzung des mit der Ventilation herangeführten O_2 führen. Der Ausnutzungskoeffizient des Blutsauerstoffs sagt in diesem Falle gar nichts aus, denn das bei statischer Arbeit durch den Muskel tatsächlich *fließende* Blut wird einen sehr hohen Ausnutzungskoeffizienten haben, nur fließt im Verhältnis zum O_2-Bedarf viel zu wenig Blut hindurch, und der durch Atmung wie durch Blut *angebotene* O_2 wird schlecht ausgenutzt. Beim langsamen Gewichtheben und -senken ist die statische Komponente nicht unerheblich, hierdurch wird die Höhe des K.V.Q. beim Gewichtheben erklärt. Beim Laufen betrifft die starke Ventilation fast ausschließlich die Erholungsphase; zum Teil beruht sie wohl hier auf der Höhe der bei schwerer Arbeit besonders hohen CO_2-Ausscheidung (s. S. 795).

Bei Bewegungsarbeiten, besonders bei solchen mäßigen Grades, ist die Ausnutzung durch Öffnung der Muskelcapillaren bedeutend gesteigert, und die bessere O_2-Ausnutzung auch des mit der Ventilation herangeführten O_2 kann hierauf zurückgeführt werden. Bei dieser Betrachtung ergibt sich, daß im allgemeinen bei Arbeitstypen, die durch ein Zurückbleiben der Restitution charakterisiert sind, die Ventilation stärker gesteigert ist als es der Umsatzsteigerung entspricht. Das „Luxusangebot" an O_2 wird im Sinne einer Restitutionsförderung wirken. Bei Arbeitsleistungen mit ausreichender Restitution (steady state) scheint dagegen der Organismus nach dem Prinzip des Einsparens zu arbeiten.

Simonson und Richter[1] fanden bei Untersuchung der chronischen Schwefelvergiftung, daß der K.V.Q. bei Ruhe bedeutend, bei Arbeit nur wenig oder gar nicht gesteigert war. Es war demnach die Steigerung des K.V.Q. bei Arbeit gegenüber dem (erhöhten) Ruhewert erheblich geringer als normalerweise. Das Gesamtangebot an O_2 war freilich auch hier bei Arbeit stets höher als normal, da der Ruhe-K.V.Q., auf den sich die Steigerungen beziehen, sehr erheblich erhöht war. Es besteht also bei chronischer Schwefelvergiftung eine Erregung

[1] Simonson u. Richter: Arch. f. exper. Path. **116**, 272 (1926).

des Atemzentrums, ein Teil des im erhöhten Maße angebotenen O_2 kann jedoch bei hinzutretender Arbeit verwertet werden. Aus den Versuchsergebnissen seien folgende Durchschnittswerte angeführt (Tab. 30):

Tabelle 30.

Versuchsperson	Zustand	K.V.Q.		
		Ruhe	Arbeit	Steigerung in %
E. S.	Chronische Schwefelvergiftung	4,21	6,24	48,2
	normal	3,70	5,90	59,3
O. R.	Chronische Schwefelvergiftung	4,18	6,29	50,5
	normal	3,88	6,20	59,8
F. R.	Chronische Schwefelvergiftung	4,69	4,82	2,8
	normal	4,11	4,93	20,0

Hill, Long und Lupton[1] wiesen eine Beschleunigung des Restitutionsvorgangs durch erhöhten O_2-Gehalt der Inspirationsluft nach. Eine Steigerung der Ventilationsgröße bedeutet prinzipiell das gleiche: eine Erhöhung des O_2-Angebots. Neuerdings ist zudem von Simonson[2] durch willkürlich vermehrte Ventilation eine erhebliche Beschleunigung der Erholung nachgewiesen worden. Bei teleologischer Betrachtung stellt also sowohl bei chronischer S-Vergiftung wie beim Stehen die vermehrte Ventilation einen Versuch des Körpers dar, die Restitutionshemmung zu kompensieren; beim Stehen wird dieser Mechanismus durch den gleichen Faktor ausgelöst, der auch die Restitutionshemmung verursacht, bei der chronischen S-Vergiftung vielleicht durch die Produkte der Restitutionshemmung. Aber weder bei der chronischen S-Vergiftung noch beim Stehen ist die Vermehrung der Ventilation ausreichend, um die Restitutionshemmung auszugleichen; denn tatsächlich ist ja beim Stehen wie bei der chronischen S-Vergiftung das Erholungsvermögen beeinträchtigt.

Nach den Untersuchungen von Gollwitzer-Meier und Verfasser[3] scheinen bei Herzkranken und Hypertonikern ähnliche Verhältnisse vorzuliegen.

Arbeitsgröße und Ventilation.

Aus den Versuchen von Hill, Long und Lupton[1] läßt sich ersehen, ob die Ventilation beim Laufen mit verschiedener Geschwindigkeit linear zur Arbeitsgröße oder zum O_2-Verbrauch ansteigt. Bei zunehmender Arbeitsleistung wird sowohl die cH wie das O_2-Defizit, die Faktoren, die die Ventilationsgröße bei der Arbeit in der Hauptsache bestimmen, stärker erhöht. Über die Veränderung der cH bei verschieden großen Arbeitsleistungen bestehen bisher noch keine exakten Angaben, über das O_2-Defizit sind wir jedoch durch die Untersuchungen von Hill, Long und Lupton[1] unterrichtet, es wächst mit zunehmender Arbeitsgröße weit rascher als es dem Arbeitszuwachs entspricht. Es ist deshalb keine lineare Proportion zwischen Arbeitsumsatz und Ventilation zu erwarten, vielmehr muß die Ventilation stärker steigen als der Energieumsatz.

Die Versuche von Hill, Long und Lupton[1] bieten ein schönes Material zur Entscheidung dieser Frage; aus ihren Versuchen läßt sich umstehende Tabelle 31 zusammenstellen.

Bis auf 1 Vp. (C. N. H. L.), bei welcher die Unterschiede des O_2-Verbrauchs, der CO_2-Ausscheidung und der Ventilation zu eng aneinanderliegen, um zur Entscheidung der Frage beitragen zu können, ist stets eine sehr viel bedeutendere Steigerung der Ventilation als des Arbeitsverbrauchs mit wachsender Arbeits-

[1] Hill, Long u. Lupton: Zitiert auf S. 740.
[2] Simonson: Arb.physiologie **1**, H. 2 (1928).
[3] Gollwitzer-Meier u. Simonson: Zitiert auf S. 804.

Tabelle 31.

Versuchsperson	Geschw. m/sek	O_2 cm³/min	CO_2 cm³/min	Vent. l/min	L. Vent. / cm³ O_2	L. Vent. / CO_2
A. V. H.	2,86	3080	2750	52	1,66	1,89
	4,70	4080	4730	117	2,87	2,47
S.	2,83	2635	2415	39	1,48	1,62
	4,25	3985	4600	86	2,16	1,87
W.	2,87	2808	2540	49	1,74	1,93
	4,25	3995	4278	86	2,15	2,01
C. N. H. L.	3,40	3265	3670	80	2,45	2,18
	4,38	3765	3755	88	2,34	2,32
I.	3,38	3325	3132	85	1,75	1,85
	4,98	4040	4420	95	2,35	2,15

leistung vorhanden, und zwar, wie aus den berechneten Quotienten Ventilation/O_2 bzw. Ventilation/CO_2 folgt, nicht nur hinsichtlich des O_2-Verbrauchs, sondern auch der CO_2-Ausscheidung, die durch die Ventilationsgröße weit eher beeinflußt werden könnte.

Zu gleichen Resultaten gelangte Simonson[1] bei Untersuchung des Gewichtshebens. Beim Vergleich kleiner (15 Hebungen) und großer (30 Hebungen) Arbeitsleistungen ergab sich sowohl vor wie nach Eintritt der Übung eine im Verhältnis weit stärkere Ventilationssteigerung bei großer als bei kleiner Arbeitsleistung (s. Tabelle 32).

Tabelle 32.

Versuchsperson		Große Arbeitsleistung (durchschnittliche Werte)		Kleine Arbeitsleistung	
		Umsatz (Cal.)	K.V.Q. (Steig. in % des Ruhe-K.V.Q.)	Umsatz (Cal)	K.V.Q. (Steig. in % des Ruhe-K.V.Q.)
E. S.	Vor Übung	9274	57	5332	38,3
	Nach Übung	10577	29,1	5398	19,4
O. R.	Vor Übung	9897	57,75	5229	15,2
	Nach Übung	9556	22,0	4720	1,0
F. R.	Nach Übung	9306	31,4	4890	3,5

(Entnommen Pflügers Arch. **215**, 759, Tabelle 7.)

Die besprochenen Versuche bestätigen durchaus die Erwartung, daß bei zunehmender Arbeitsleistung die Ventilation stärker ansteigt als der Energieverbrauch.

Auch beim *Stehen* ist nach Versuchen des Verfassers[2] der K.V.Q. gesteigert, es nimmt die Ventilationsgröße weit stärker zu als die Erhöhung des Umsatzes (s. Tabelle 33). Auch der K.V.Q.-Arbeit ist hierbei gegenüber den Normalwerten erheblich gesteigert.

Bei einer Vp. (O. R.) findet sich auch hier eine Einsparung der Ventilation bei hinzutretender Arbeit, bei den beiden anderen entspricht die Steigerung bei Arbeit nach Standdauer von 10—15 Minuten gegenüber dem K.V.Q. beim bloßen Stehen durchaus der Steigerung des K.V.Q. bei Arbeit unter gewöhnlichen Verhältnissen gegenüber dem Ruhe-K.V.Q. (bei F. R. 20,2, statt 20% normal, bei E. S. 42 statt 45% normal). Infolge der gesteigerten Ventilation beim Stehen sind die Steigerungen des R.Q. bei der Arbeit größer als normalerweise.

Beim Stehen ist, ähnlich wie die Veränderung der Restitution, auch die Veränderung der Ventilation auf die von Atzler und Herbst[3] nachgewiesene

[1] Simonson: Pflügers Arch. **215**, 716 (1927).
[2] Simonson: Pflügers Arch. **214**, 403 (1926).
[3] Atzler u. Herbst: Z. exper. Med. **38**, 137 (1923).

Blutansammlung in den unteren Gliedmaßen zurückzuführen; diese führt zur Anämie des Gehirns (vgl. das so häufige Ohnmächtigwerden bei Zwang zu längerem Stehen) und hierdurch zu einer erhöhten Erregbarkeit des Atemzentrums.

Für diese Erklärung spricht auch der Nachweis von Koordinationsstörungen bei längerem Stehen. Der Verbrauch bei der Arbeit nach vorausgegangener Standpause war in größerem Maße gesteigert, als es der durch das bloße Stehen oder der durch die vermehrte Atmung hervorgerufenen Stoffwechselsteigerung entsprochen hätte. Dieser Befund kann nur auf eine Beeinträchtigung des Koordinationsvermögens infolge schlechterer Blutversorgung des Gehirns bei längerem Stehen zurückgeführt werden.

Tabelle 33.

	Datum	Vs.	O_2 pro Min.	V.Z.O_2	Cal pro Min.	Zun. in %	R.Q.	Ventil. Liter pro Min.	Zun. in %	K.V.Q.	Da.	P.St.Da.	G.St.Da.
O. R.	29. XII. 25	R.	219	—	1037	—	0,74	4,13	—	3,98	9	—	—
		St.	225	1,35	1059	2,12	0,73	4,40	6,53	4,15	8	—	8
	26. II. 26	R.	238	—	1126	—	0,73	4,42	—	3,92	8	—	—
		St.	239	2,5	1135	0,8	0,75	4,93	11,3	4,34	7	10	—
		St.	249	5,1	1182	4,34	0,74	5,44	23,1	4,60	6	—	23
F. R.	4. II. 26	R.	253	—	1197	—	0,72	5,21	—	4,35	7	—	—
		St.	258	1,7	1223	2,17	0,69	5,55	6,53	4,54	7	—	7
	2. III. 26	R.	263	—	1247	—	0,70	5,38	—	4,31	6	—	—
		St.	278	3,65	1320	5,85	0,71	6,11	13,08	4,63	6	10	—
		St.	280	5,15	1332	6,81	0,74	6,35	18,06	4,70	6	—	22
E. S.	9. II. 26	R.	245	—	1157	—	0,70	4,17	—	3,60	9	—	—
		St.	264	5,0	1247	7,77	0,70	5,17	23,98	4,15	8	10	—
		St.	268	9,95	1268	9,61	0,72	5,72	37,1	4,52	7	—	25
	18. II. 26	R.	260	—	1232	—	0,74	4,43	—	3,58	8	—	—
		St.	276	2,8	1303	5,76	0,71	4,99	12,64	3,83	8	5	—
		St.	278	6,25	1321	7,22	0,75	5,68	28,22	4,30	7	—	20

Es bedeutet: Vs. Versuchsbezeichnung; R. Versuch in ruhiger Rückenlage; St. Standversuch in schlaffer Haltung; V.Z.O_2 der der vermehrten Ventilationsarbeit entsprechende Mehrverbrauch an O_2 in Kubikzentimetern; Zun. Zunahme; K.V.Q. Kalorischer Ventilations-Quotient; Da. Versuchsdauer; P.St.Da. Dauer der Standpause zwischen dem 1. und 2. Standversuch; G.St.Da. Gesamte Standdauer (Versuche + Pause) in Minuten.

(Entnommen Pflügers Arch. **214**, 405.)

Der K.V.Q. wird aus der absoluten Ventilationsgröße berechnet; hiergegen läßt sich — durchaus mit Recht — nach HANSEN[1] der Einwand machen, daß die absolute Ventilation für den Energieumsatz weniger von Belang ist als die alveolare Ventilation.

Als alveolare Ventilation wird die tatsächlich in die Lungen aufgenommene Luftmenge bezeichnet; sie wird erhalten als Differenz zwischen direkter Ventilation und dem Produkt der Respirationsfrequenz und des schädlichen Raumes. Der schädliche Raum kann nach LINDHARD[2] aus der Sitzhöhe berechnet werden.

Der aus der alveolaren Ventilation gewonnene K.V.Q. liegt demgemäß stets etwas unter dem aus der direkten Ventilation gewonnenen. Da die Berechnung des alveolaren K.V.Q. zweifellos umständlicher ist, bleibt zu untersuchen, ob das *Verhalten* des alveolaren und des direkten K.V.Q. (abgesehen von der verschiedenen Höhe) bei gleichartiger Arbeit an derselben Vp. identisch ist.

[1] HANSEN: Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.) **54**, 50 (1928).
[2] LINDHARD: J. of Physiol. **48**, 44 (1914).

Die Versuche von HANSEN[1] am Fahrradergometer bilden ein schönes Material zur Entscheidung dieser Frage. In Tabelle 34 sind in den Versuchen von HANSEN[1] die aus direkter und alveolarer Ventilation berechneten K.V.Q. in Spalte 7 und 9 miteinander verglichen. Es zeigt sich, daß beide K.V.Q. miteinander in ihrem *Gange* übereinstimmen, d. h. daß die Bestimmung des einfacher zu berechnenden direkten K.V.Q. zur Kennzeichnung der O_2-Ausnutzung auch der alveolaren Ventilationsluft auszureichen scheint. Natürlich soll damit nicht gesagt werden, daß — besonders bei pathologischen Fällen — Abweichungen vorkommen können.

In Spalt 10 der Tabelle 34 ist die auf mm Hg berechnete CO_2-Spannung der Alveolarluft angegeben. Das Verhältnis: Alveolare Ventilation/alveolare CO_2-Spannung bezeichnet LINDHARD[2] als Ventilationsquotient (s. Spalte 11 der Tab. 34) und betrachtet dessen Höhe als maßgeblich für die Erregbarkeit des Atemzentrums.

HANSEN[1] hebt hervor, daß sich der Ventilationsquotient von LINDHARD[2] stets im Sinne einer Zunahme bei jeder Art körperlicher Arbeit verändert, während der K.V.Q. dies, wie oben erwähnt, nicht tut. HANSEN[1] folgert daraus, daß die Erregbarkeit des Atemzentrums bei körperlicher Arbeit stets zunimmt, und daß der K.V.Q. nicht, wie ursprünglich von SIMONSON[3] hervorgehoben, als Maß der Erregung bzw. Erregbarkeit des Atemzentrums gelten könne. In der Tat kann die Definition des K.V.Q. in dem ursprünglichen vollen Umfange nicht aufrechterhalten werden, da die Höhe des K.V.Q. durch sekundäre Faktoren beeinflußt werden kann. Wie aus Tabelle 34 hervorgeht, ist der K.V.Q. (gleichviel des aus der direkten wie aus der alveolaren Ventilation berechneten) bei der Arbeit selbst stets niedriger als der Ruhe-K.V.Q. Die Unterschiede in der Höhe des Arbeits-K.V.Q. dagegen bei den verschiedenen Arbeitsvariationen bei der gleichen Versuchsperson verhalten sich ähnlich wie bei dem Ventilationsquotienten nach LINDHARD[2], d. h. hohen K.V.Q. entsprechen auch hohe LINDHARDsche Ventilationsquotienten. Dies trifft vor allem bei den großen Arbeitsleistungen zu, bei denen der O_2-Verbrauch hoch ist. Bei der Arbeit am unbelasteten Ergometer mit nur geringen Verbrauchsgrößen nimmt der K.V.Q. mit wachsender Geschwindigkeit ab, die Ventilationsquotienten nach LINDHARD[2] dagegen zu. Dies Verhalten ist insofern völlig erklärlich, als die O_2-Ausnutzung der Ventilationsluft bei dem vorliegenden Arbeitstyp gegenüber der Ruhe verbessert ist; bei sehr geringer und allmählich wachsender Arbeitsleistung muß naturgemäß die Höhe des Ruhe-K.V.Q. kontinuierlich abnehmen bis zur Höhe der bei mittleren Arbeitsleistungen beobachteten Werte. Bei weiterer Steigerung der Schwere der Arbeit nimmt dann der K.V.Q. wieder zu, d. h. die O_2-Ausnutzung ab. Es muß demnach einen mittleren Bereich der Arbeitsschwere geben, bei der die O_2-Ausnutzung der Arbeit am günstigsten liegt. Nach den Versuchen an der Vp. J. B. (Tabelle 34) scheint dies bei einer O_2-Aufnahme von 600—1200 cm^3 O_2 pro Minute der Fall zu sein.

Ob der Ventilationsquotient indessen, trotz der Kontinuierlichkeit, ein besseres Maß der Erregbarkeit des Atemzentrums darstellt als der K.V.Q., ist wohl noch fraglich. Man kann sich wohl kaum eine erhöhte Erregbarkeit des Atemzentrums vorstellen, bei der der Ventilationssauerstoff besser ausgenutzt wird als in der Ruhe, ein Verhalten, das regelmäßig durch willkürliche Bremsung der Atmung erzielt werden kann (SPECK[4]). Vielleicht läßt sich einwenden, daß die bessere Ausnutzung des Ventilationssauerstoffs für den Energieumsatz vorwiegend auf die Erhöhung des Schlagvolumens zurückzuführen sei und nicht soviel mit der Erregbarkeit des Atemzentrums zu tun habe. Bei noch stärkerer Erregung des Atemzentrums müßte dann die Ventilationssteigerung die Kreislaufsteigerung überwiegen, d. h. die O_2-Ausnutzung sinken. In den Versuchen von HANSEN[1] (J. B.) ist jedoch der Ventilationsquotient nach LINDHARD[2] bei Ruhe 0,16, bei Arbeit bis 1,80, steigt also um über das 11fache des Ruhewertes. Es erscheint unwahrscheinlich, daß die Erregbarkeit des

[1] HANSEN: Zitiert auf S. 811. [2] LINDHARD: Zitiert auf S. 811.
[3] SIMONSON: Pflügers Arch. **214**, **215** (1926/27). [4] SPECK: Z. klin. Med. **43**, 377 (1901).

Atemzentrums bei Arbeit 11fach höher als in der Ruhe ist, ohne daß die Ventilationssteigerung die Kreislaufsteigerung überwiegen sollte, zumal nach HERBST[1] die Ventilation auch bei maximaler O_2-Aufnahme noch steigerungsfähig ist.

Tabelle 34.

Versuchsperson	Tempo. Pedal/ Umdreh. pro Min.	Belastung kg	Arb. kgm/min	Ventil. l/min	O_2 cm³/min	K.V.Q.	Alveol. Vent. l/min	Alveol. K.V.Q.	Alveol. CO_2 mm Hg	Vent.-Quotient (LINDHARD)
L. M. 1922	35,5	3,5	924	48,7	2323	4,19	45,3	3,90	39,3	1,15
	59,2	2,0	880	44,0	2100	4,19	41,0	4,00	39,2	1,05
	74,5	1,545	855	44,1	2118	4,17	41,2	3,95	38,8	1,06
	100,0	1,1	817	54,1	2243	4,85	50,6	4,54	33,2	1,53
A. M. N. 1923	35,5	2,62	690	34,3	1667	4,12	30,6	3,69	37,6	0,81
	59,2	1,5	660	32,4	1576	4,12	28,4	3,60	38,6	0,74
	74,5	1,15	635	33,0	1598	4,16	28,7	3,62	39,3	0,73
	109,0	0,72	583	39,8	1829	4,36	35,2	3,85	36,1	0,98
J. B. 1923	Ruhe	—	—	8,6	232	7,5	6,6	5,7	23,3	0,28
	35,5	1,815	479	30,9	1266	4,88	27,4	4,23	31,4	0,87
	59,2	1,0	440	29,7	1199	4,96	26,3	4,39	31,7	0,83
	74,5	0,735	413	31,4	1295	4,85	27,8	4,29	30,5	0,91
	100,0	0,505	376	37,4	1554	4,70	33,2	4,17	34,3	0,97
J. B. 1925	Ruhe	—	—	6,2	202	6,2	4,4	4,4	27,8	0,16
	35,6	1,65	436	28,4	1197	4,71	25,1	4,19	36,6	0,69
	47,0	1,24	433	26,9	1113	4,84	23,4	4,21	34,8	0,67
	59,2	1,0	440	31,0	1202	5,15	27,0	4,50	32,6	0,83
	74,5	0,78	433	36,7	1389	5,29	31,3	4,67	32,8	0,98
	100,3	0,59	438	58,2	1910	6,10	51,9	5,44	28,8	1,80
J. B. 1925	35,6	unbelastetes Ergometer		9,0	298	6,12	6,9	4,53	27,9	0,25
	47,0			8,8	320	5,44	6,8	4,25	28,4	0,24
	59,2			9,2	350	5,25	7,2	4,12	30,2	0,24
	74,5			12,4	515	4,82	10,3	4,00	30,8	0,33
	100,3			19,9	835	4,76	16,8	4,03	33,6	0,50

Training und Arbeitsventilation.

Während fortgesetzten Trainings konnte SIMONSON[2] bei allen untersuchten 3 Vpn. eine Abnahme der Ventilationsgröße feststellen. Besonders deutlich ist die Abnahme der Ventilationssteigerung bei der 1 Jahr hindurch fortgesetzten kleinen Arbeitsleistung des 12—15maligen Gewichthebens festzustellen (siehe Tabelle 35); bei einer der Vp. (F. R.) tritt sogar eine Verminderung des K.V.Q. ein, d. h. während der Arbeit wird ein Teil des sonst bei Ruhe unverwerteten O_2 ausgenutzt. (Bei der Arbeit des Gewichthebens wurde bisher stets eine Erhöhung des K.V.Q. beobachtet, im Gegensatz zu anderen Arbeitstypen, vgl. Tabelle 35). Es ist von Interesse festzustellen, daß ein langdauernder Trainingsvorgang in bezug auf die Ventilationsgröße hier auch dann noch festzustellen war, als der Verbrauch und Restitutionsgeschwindigkeit sich nicht mehr änderten.

Tabelle 35.

	E. S.			O. R.			F. R.		
	K.V.Q.-		Steig.	K.V.Q.-		Steig.	K.V.Q.-		Steig.
	Ruhe	Arbeit	%	Ruhe	Arbeit	%	Buhe	Arbeit	%
Sommer 1925	3,70	5,90	59,3	3,88	6,20	59,8	—	—	—
Winter 1925/1926 . . .	3,67	5,31	44,7	3,97	6,06	52,6	4,11	4,93	20,0
Sommer 1926	3,78	4,65	23,0	3,88	4,50	16,0	4,45	3,80	—17

(Entnommen Pflügers Arch. **215**, 764, Tabelle 10.)

[1] HERBST: Zitiert auf S. 764. [2] SIMONSON: Pflügers Arch. **215**, 764 (1927).

Die geringere Steigerung der K.V.Q.-Arbeit während des Trainings bedeutet, daß während und nach Eintritt des Trainingszustandes der mit der Ventilation zugeführte O_2 im höheren Maße verwertet wird. Es entsteht also durch das Training eine Steigerung sowohl der O_2-Verwertung wie der Oxydationsgeschwindigkeit. Beide Prozesse brauchen aber nicht, wie aus den Versuchen an einer Vp. (F. R.) hervorgeht, parallel zu gehen. Auch durch Pharmaka (Alkohol und Thyreoidin) wird zwar die Restitution, nicht aber die Ausnutzung des mit der Ventilation herangeführten O_2 verbessert. Ob die durch Training bewirkte bessere O_2-Ausnutzung auf der Verbesserung des Oxydationsvermögens des Muskels selbst beruht oder ob eine bessere Durchblutung der geübten Muskeln die wesentlichere Rolle spielt, läßt sich vorläufig nicht entscheiden. Auch Ilzhöfer[1] und Herxheimer[2] finden beim Training ökonomischere Lungenventilation sowohl bei Arbeit wie bei Ruhe.

An dieser Stelle sei auf die Ähnlichkeit des Verhaltens der Ventilation beim Training und im Hochgebirge hingewiesen. Im Hochgebirge findet zuerst, besonders bei plötzlichem Übergang aus dem Tiefland, eine Steigerung des (unreduzierten) Ventilationsvolumens statt, dem vermindertem O_2-Druck entsprechend. Allmählich tritt eine Herabsetzung des Ventilationsvolumens bei der Arbeit ein, auch hier gewinnt der Körper die Fähigkeit, die Verbrennungen bei einem geringeren O_2-Überangebot zu vollführen, d. h. den mit der Ventilation zugeführten O_2 besser auszunutzen. Zum Teil ist dies wohl auf die eintretende Hb-Anreicherung zurückzuführen; vielleicht kann aber der Vorgang der Ventilationseinschränkung im Hochgebirge und beim Training auch derart gedeutet werden, daß bei der Arbeit, ähnlich wie im Hochgebirge, ein relativer O_2-Mangel der Muskelzelle eintritt, der bei fortgesetzter Ausführung den Anreiz bildet zu einer Steigerung der oxydativen Eigenschaften.

Wirkungsgrad bei körperlicher Arbeit.

Die Frage des Wirkungsgrades ist in den vorliegenden Zusammenstellungen bereits mehrfach berührt worden. Die Frage der Veränderung des Wirkungsgrades mit dem Arbeits*tempo* ist bereits weitgehend im Beitrag von Wachholder[2] behandelt, der Einfluß verschiedener Arbeits*dauer* in einem der vorhergehenden Abschnitte *dieses* Beitrags; der Einfluß verschiedener *Belastung* und Körperstellung weitgehend im Beitrag „*Arbeitsphysiologie*". Es wird hier auf die betreffenden Teile hingewiesen, da im folgenden Abschnitt die Fragen nur so weit behandelt werden, wie sie in den anderen Beiträgen noch nicht zur Darstellung gelangt sind.

1. Zur Methodik der Bestimmung des Wirkungsgrades körperlicher Arbeit.

Der Wirkungsgrad der technischen Maschine ist durch das Verhältnis von A/E, wobei A die geleistete äußere Arbeit, E die dazu verwandte Energiemenge bedeutet, gegeben. Gegen die genaue Übertragung auf die belebte Maschine ist an sich nichts einzuwenden; für viele Erwägungen nationalökonomischer Art stellt dieser „rohe" Wirkungsgrad (nach Hansen[3] „Technischer Bruttowirkungsgrad") die einzig mögliche Formel dar (Schreber[4]). Es wird hierdurch bezeichnet, mit welchem Nutzeffekt der ganze Organismus überhaupt für den Zweck der äußeren Arbeit verwendbar gemacht werden kann. Den durchschnittlichen Nutzeffekt der belebten Maschine erhält man (Schreber[4]), indem

[1] Ilzhöfer: Arch. f. Hyg. **93**, 1 (1923).
[2] Herxheimer: Vgl. den vorhergehenden Beitrag.
[3] Hansen: Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.) **1927**, 1.
[4] Schreber: Pflügers Arch. **159**, 276 (1914); **197**, 300 (1922).

die Tagesleistung zur Zahl der Arbeiter und der von diesen verbrauchten Nahrungsmenge in Beziehung gesetzt wird.

An dieser Art und Auffassung des Wirkungsgrades ist allerdings die physiologische Forschung weniger interessiert als die nationalökonomische. Die physiologische Forschung interessiert weniger die Wirkung des Organismus als Ganzes, sondern die Wirkung der Muskelmaschine als Teilsystem des Organismus (OPPENHEIMER[1]). In erster Annäherung erhält man den Wirkungsgrad der Muskelmaschine durch Abzug des Ruheumsatzes vom gesamten Arbeitsaufwand. Es wird dann $\eta = \frac{A}{E-R}$.

Gegen diese seit jeher angewandte physiologische Rechnungsweise sind von SCHREBER[2] Einwände erhoben worden, die darauf hinauslaufen, daß der ruhende Organismus mit einer im Leerlauf befindlichen Maschine verglichen wird. C. OPPENHEIMER[1] wies diese Einwendungen zurück; zwischen dem ruhenden Organismus und einer Maschine im Leerlauf besteht nur „eine schattenhafte Ähnlichkeit", denn auch der ruhende Organismus leistet in seinen einzelnen Teilen mechanische und chemische Arbeit, deren Ausdruck der „Ruheumsatz" ist. Auch ist die Arbeit für den belebten Organismus nicht wie für die Maschine Selbstzweck, sondern eingeordnet in die Hauptfunktion: die Erhaltung des Lebens. Der Körper als Ganzes besteht also nach C. OPPENHEIMER[1] aus einem Kraftwerk, von dem nur ein Teil seiner vielen Elementarmaschinen als Kraftmaschine zu mechanischer äußerer Arbeit befähigt ist.

Die Formel $\eta = \frac{A}{E-R}$ können wir nach G. LEHMANN[3] als den Wirkungsgrad definieren, unter welchem die zur Leistung mechanischer Art bestimmte Energie umgewandelt wird (nach HANSEN[4]: Technischer Nettowirkungsgrad). Zweifellos ist der auf Grund eines Abzugverfahrens ermittelte biologische Wirkungsgrad nicht ohne weiteres dem einer Maschine vergleichbar und die Bezeichnung „Wirkungsgrad" hierfür nach SCHREBER[2] vielleicht irreführend. Jedoch ist die Bezeichnung „Wirkungsgrad" für dieses meist gewählte Verfahren derart eingebürgert, daß ein Ersatz durch eine andere Bezeichnung schlecht möglich erscheint.

Praktisch bedingt das gewählte Verfahren folgende Nachteile: Die Bestimmung des der Arbeit allein entsprechenden Energieaufwandes als Differenz von zwei Größen bedingt Ungenauigkeiten, zumal die Größe von R verschieden bestimmt wird, bisweilen als Umsatz bei absoluter Körperruhe, bisweilen als Verbrauch bei der Ausgangsstellung zu der betreffenden Arbeitsleistung. Jedoch ist bei Abzug des Ruhewertes meist eine größere Konstanz des Wirkungsgrades bei verschiedenen Arbeitstypen zu erzielen als ohne Abzug des Ruheumsatzes, da hierdurch die oft nicht unbeträchtlichen persönlichen Unterschiede des Ruheumsatzes in ihrer Rückwirkung auf den Wirkungsgrad ausgeschaltet werden.

Von ZUNTZ und seiner Schule wurde der Wirkungsgrad bei körperlicher Arbeit derart bestimmt, daß bei länger ausgeführter Arbeit die Höhe des O_2-Verbrauchs pro Minute während der Arbeitsleistung gemessen und (nach Abzug des Ruhewertes) zu der Arbeitsleistung pro Minute in Beziehung gesetzt wurde. Vorausgesetzt, daß es sich um einen steady state handelt, ist diese Methode auch richtig, denn die HILLschen Versuche, die von HEBESTREIT und Verfasser in diesem Punkte bestätigt wurden, ergaben, daß die durchschnittliche Höhe des steady state den für die betreffende Arbeit charakteristischen Energiever-

---

[1] OPPENHEIMER: Mensch als Kraftmaschine. Leipzig 1921.
[2] SCHREBER: Zitiert auf S. 814.
[3] LEHMANN, G.: Zitiert auf S. 738. [4] HANSEN: Zitiert auf S. 814.

brauch kennzeichnet (s. S. 772). Die große Mehrzahl der von früheren Untersuchungen ausgeführten Versuche behält deshalb ihren Wert; wenn auch bei ihnen der experimentelle Nachweis eines steady state nicht geführt wurde, so ist es bei der Länge der Arbeitsdauer in den meisten ihrer Versuche doch sehr wahrscheinlich, daß es sich um einen solchen handelt.

Nach den Hillschen Anschauungen mußte es als exakter gelten, den Gesamtverbrauch bei der Arbeit aus der Summe des Arbeits- und Erholungsverbrauchs zu bestimmen und zu der Größe der Gesamtarbeit in Beziehung zu setzen. Zweifellos ist die Grundlage auch wichtig, denn der Energieverlust in der Erholungsphase muß in die Gesamtrechnung einbezogen werden, da sich bei Erholung und Arbeit im wesentlichen die gleichen Prozesse abspielen. Man wählte deshalb in den letzten Jahren zu Untersuchungen über den Wirkungsgrad vorzugsweise kurzdauernde Arbeiten (1—5 Minuten Dauer) und maß dabei den Gesamtverbrauch bei Arbeit und Erholung.

Aus den gemeinsamen Versuchen des Verfassers mit Hebestreit[1] geht hervor, daß dieses Verfahren zu Fehlschlüssen führt (vgl. S. 774). Es wurde gezeigt, daß der Wirkungsgrad mit der Fortdauer der Arbeit rapid ansteigt, wobei die Veränderungen größer sind als bei den bekannten Veränderungen des Wirkungsgrades bei verschiedener Belastung, Tempo usw. Der Wirkungsgrad nähert sich mit Fortdauer der Arbeit asymptotisch einem Endwert. Die Dauer des Anstiegs des Wirkungsgrades hängt wiederum von verschiedenen Faktoren, wie Rhythmus, Belastung, Höhe des O_2-Verbrauchs ab. Bestimmt man nun den Wirkungsgrad bei einer kurzen Arbeitsdauer, so kann man keine Aussagen über den definitiven, für die betreffende Arbeitsleistung charakteristischen Wirkungsgrad machen. Leider ist eine große Anzahl arbeitsphysiologischer Untersuchungen in den letzten Jahren derart ausgeführt worden, so daß sie nur den Wirkungsgrad *für die betreffende Versuchsanordnung* angeben und keine Verallgemeinerungen auf den absoluten zulassen. Natürlich gilt diese Beschränkung nur, soweit in den betreffenden Versuchen Schlüsse auf den absoluten Wirkungsgrad von Muskelarbeit gezogen werden; beim Vergleich untereinander können die Versuche *relativ* brauchbare Werte ergeben. Hierbei muß aber festgestellt werden, ob die Variation, deren Einwirkung auf den Wirkungsgrad Untersuchungsgegenstand ist, den zeitlichen Gang des Wirkungsgrades selbst beeinflußt. Aus diesen Überlegungen ergibt sich die Schwierigkeit, bei sehr schweren Arbeitsleistungen, die nur kurze Zeit durchgeführt werden können, den charakteristischen Wirkungsgrad zu bestimmen, da hier bei Beendigung der Arbeit der Wirkungsgrad sich wahrscheinlich noch im Anstieg befindet.

Der Gang des Wirkungsgrades ist sehr maßgeblich vom Tempo abhängig. Es wurde in den beschriebenen Versuchen der Einfluß verschiedener Arbeits*dauer* mit dem Einfluß verschiedenen Arbeits*tempos* in der Weise verglichen, daß 40, 30, 20 und 10 Hübe einmal bei *gleichem Tempo* in verschiedener Zeit (2, $1^1/_2$, 1 und $^1/_2$ Min.), das andere Mal *in gleicher Zeit* (1 Minute) bei verschiedenem Tempo ausgeführt wurde. Das Ergebnis der ersten Anordnung ist bereits in Tabelle 14 mitgeteilt; die Tabelle 36 zeigt die Ergebnisse bei der zweiten Versuchsanordnung in einigen typischen Versuchen.

Der Vergleich der beiden Tabellen ergibt, daß der Gang des Wirkungsgrades bei beiden Versuchsanordnungen derselbe ist. Das beweist, daß der zeitliche Gang des Wirkungsgrades in erster Linie von der Zahl der Hübe abhängt. Die Unterschiede des Wirkungsgrades zwischen dem langsamen und schnellem Tempo betragen dabei 100% und darüber. Eine derartige Abhängig-

[1] Simonson u. Hebestreit: Klin. Wschr. 1929.

keit des Ganges des Wirkungsgrades von der Hubzahl ist erklärlich, da es sich um einen Einfluß der Kreislaufgeschwindigkeit handelt, die ja durch den Bewegungsmodus bei Arbeit in erster Linie bestimmt wird.

Hierin liegen Fehlerquellen für die Bestimmung des Einflusses des Arbeitstempos. Es ist offensichtlich, daß man bei Untersuchung verschiedenen Arbeitstempos bei kurzer Arbeitsdauer lediglich die Unterschiede im zeitlichen *Gang* des Wirkungsgrades faßt. Bei kurzer Arbeitsdauer sind daher die schnellen Arbeitstempi — von den extremen Stufen abgesehen — überlegen. Bei längerer Arbeitsdauer, die ja allein die charakteristischen Momente zeigen kann, können sich ganz andere Verhältnisse ergeben. Bei Untersuchung des optimalen Tempos eines Arbeitselements muß die Arbeitsdauer so lang sein, daß auch bei dem langsamsten Tempo die endgültige Höhe des Wirkungsgrades erreicht ist. Dabei darf aber die Arbeitsdauer bei den schnellen Tempi noch nicht ermüdend wirken. Man wird also am besten die Versuchszeiten bei den langsamen Tempi länger wählen als bei den schnellen.

Tabelle 36.

Versuchsperson	Belastung	Stellung	cal/mkg			
			40	30	20	10 Hübe
			in 1 Minute			
Ne.	10	st.g.	18,7	21,7	26,2	43,7
H.	10	st.g.	--	32,0	39,6	51,0
Sch.	10	s.Sch.	18,6	21,4	27,4	44,7
Sch.	10	s.Sch.	19,2	25,6	31,8	53,5

In der Tat ist dieses Verfahren auch bei einer Reihe arbeitsphysiologischer Versuche in den letzten Jahren von Atzler[1] und seinen Mitarbeitern angewandt worden.

Aus den im vorstehenden dargelegten Verhalten des Wirkungsgrades ergeben sich große Komplikationen bei der Festsetzung arbeitsphysiologischer Normen an standardisierten Arbeitselementen. Die industrielle Arbeit wird ja in vielen Fällen nicht kontinuierlich geleistet, sondern oft hat der Arbeiter mehrere Arbeitstypen nacheinander zu verrichten. Es ist aber ein sehr großer Unterschied, ob z. B. kontinuierlich geschaufelt wird oder nur immer für kürzere Zeit in verschiedenen Intervallen. Normen, die im Laboratorium für längere Versuchszeiten festgelegt wurden, können nicht bei kurzer Arbeitsdauer angewandt werden und umgekehrt. Es bleibt hier als weitere Aufgabe, die Normen auch auf die *verschiedene Arbeitsdauer* auszudehnen.

Die Bestimmung des Wirkungsgrades setzt exakte Bestimmung der vom Körper geleisteten Arbeit voraus. Bei vielen, man kann wohl sagen, bei den meisten Arbeiten geht das Körpergewicht in die Arbeit ein; es muß deshalb die durch Mitbewegung des Körpers geleistete zusätzliche Arbeit mit erfaßt werden. Die vom Körper geleistete Extraarbeit ist nicht nur von den anthropometrischen Verhältnissen, sondern auch — wie bisher unveröffentlichte Untersuchungen von Hebestreit ergeben haben — von der Belastung und Körperstellung abhängig. Die vom Körper geleistete Extraarbeit kann auch bei großer äußerer Arbeitsleistung (720 mkg/min) nach Hebestreit der äußerlich geleisteten Arbeit gleichkommen, d. h. der wahre Wirkungsgrad kann 100% besser sein als der nur auf Grund der äußeren Arbeitsleistung berechnete.

Die Bestimmung der vom Körper geleisteten Arbeit ist mittels Bewegungsstudien möglich; es werden nach dem von Gilbreth[2] inaugurierten Verfahren rhythmisch unterbrochene Glühlämpchen an den Gelenken befestigt und während der Bewegung photographiert. Es muß dabei beobachtet werden, daß es sich nicht um geradlinige Schwerpunktsbewegungen handelt — wie bisher fast in allen Untersuchungen angenommen —, sondern um Winkelbeschleunigungen an Trägheitsmomenten.

[1] Atzler u. Mitarbeiter: Pflügers Arch. **208**, 184 (1925); **215**, 291 (1927); „Körper und Arbeit". Leipzig 1927.

[2] Gilbreth: Bewegungsstudien. Springer: Berlin 1921.

Bei Nichtberücksichtigung dieser Verhältnisse können leicht Mißverständnisse entstehen. In einer kürzlich erschienenen, sonst sehr gründlichen und interessanten Arbeit von klinischer Seite wird als äußere Arbeit der Transport des Körpergewichts auf eine bestimmte Treppenhöhe, also die Summe der Einzelhebungen des Schwerpunkts bezeichnet. Bei Erhöhung der Geschwindigkeit steigt der O_2-Verbrauch bei einer bestimmten Grenze steil an, trotz, wie angenommen wird, gleichbleibender äußerer Arbeit, nämlich des Emporsteigens der gleichen Treppe. In Wirklichkeit wächst die wahre Arbeit, die Winkelbeschleunigung der einzelnen Trägheitsmomente, quadratisch zur Geschwindigkeit. Außerdem dürften noch vermehrte Bremsarbeit und erhöhter viscöser Widerstand im Muskel den Einfluß der Geschwindigkeit bei Überschreitung gewisser Grenzen auf die Höhe des O_2-Verbrauchs noch weiter steigern. So erscheint der Verlauf des O_2-Verbrauchs in den betreffenden Versuchen gerade durch die mechanischen Verhältnisse hinreichend erklärt, und die weitgehenden Folgerungen über die Rolle des Sauerstoffs bei Muskelarbeit erscheinen nicht gerechtfertigt.

Wenn man die umständliche und zeitraubende Berechnung der vom Körper geleisteten Extraarbeit vermeiden will, muß dafür Sorge getragen werden, daß das Körpergewicht in die mechanische Arbeitsleistung nicht eingeht. Beim horizontalen Zuge ist dies z. B. durch ein Brustschild möglich, gegen das der Zug erfolgt und welches die gesamte Kraft aufnimmt.

2. Die Johannssonsche Regel.

Johannsson[1] führte zur Berechnung des „reinen Wirkungsgrades" (nach Hansen: Wirkungsgrad der Muskelsynergien), abgesehen vom Abzug des Ruheumsatzes, noch ein weiteres Korrektionsglied ein: Den Energieverbrauch für die Leerarbeit. Der Energieverbrauch bei äußerer Arbeit wird nach Johannsson[1] durch folgende Gleichung dargestellt:

$E = R + L + K a$, wobei L den Energieverbrauch für die Leerbewegung, a die äußere Arbeit, K eine individuelle Konstante und R den Ruheumsatz darstellt.

Der Verbrauch für die Leerbewegung wird am einfachsten, aber nicht am zuverlässigsten ermittelt, indem man die Bewegung ohne Belastung nachahmen läßt und den Energieverbrauch hierbei bestimmt. Das Willkürliche dieses Verfahrens bedarf keiner Diskussion; es dürfte schwer sein, denselben Bewegungsablauf ohne die Belastung nachzuahmen, da die statische Beanspruchung eine durchaus verschiedene ist.

Bestimmt man z. B. den Energieverbrauch für die Leerbewegung beim horizontalen Zug mit Brustschild, einer denkbar einfachen unkomplizierten Arbeitsleistung, einmal direkt und das andere Mal dadurch, daß man bei verschiedener Belastung den Energieverbrauch mißt und die Kurve bis zur Belastung O verlängert, so muß der Schnittpunkt mit der O-Ordinate mit dem direkt gemessenen Wert übereinstimmen, was indessen nicht zutrifft. Vielmehr liegt der direkt gemessene Wert höher. Dies liegt daran, daß das Gewicht, welches auf den Arm einen horizontalen Zug ausübt, einen Teil der vertikalen Schwerkraftkomponente abnimmt; die Verminderung der vertikalen Kraftkomponente verursacht dann eine beträchtliche Herabsetzung der Haltearbeit. In der Tat ermüdet man bei freiem Vor- und Rückwärtsführen der Arme schneller als beim horizontalen Zug unter leichter Belastung.

Ähnliche Verhältnisse dürften auch bei anderen Arbeitselementen mehr oder weniger mitspielen, wenig oder eher in umgekehrter Richtung beim Gewichtheben, da hier auch bei leichteren Gewichten bei Hebung nach vorn gleich beträchtliche Drehmomente auftreten, die durch statische Arbeit kompensiert werden müssen, während diese Stabilisierungsarbeit bei der Leerbewegung fortfällt. Gleichwohl konnten Atzler und Mitarbeiter[2] bei Weiterentwicklung des Verfahrens interessante und wertvolle Gesetzmäßigkeiten finden.

Die Allgemeingültigkeit wird ja auch nur beim Vergleich verschiedener Arbeitselemente mit verschiedenem Bewegungsablauf berührt, wobei sich die Einwände auch nur gegen die

[1] Johannsson: Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.) **11**, 273 (1901).
[2] Atzler u. Mitarbeiter: Zitiert auf S. 817.

Bestimmung der Leerarbeit durch Nachahmung des Bewegungsablaufes bei Belastung 0 richten. Bei Berechnung der „Leerarbeit" durch die Verlängerung bis zur 0-Achse entfallen diese Einwände. Allerdings stellt dann der Energieaufwand für die Belastung 0 nicht allein den Verbrauch für die Körperbewegung als solche dar, sondern eine ziemlich komplexe Größe.

Setzen wir

$$E - R = E',$$

so ist

$$E' = L + Ka$$

und

$$\frac{E' - L}{a} = K,$$

K stellt dann einen reziproken Wert des Wirkungsgrades dar. Tatsächlich ergibt sich für K innerhalb ziemlich weiter Grenzen eine bemerkenswerte Konstanz; bei größeren Belastungen steigt K infolge Hinzuziehung von Hilfsmuskulatur an, d. h. der Wirkungsgrad nimmt ab. Nach Versuchen von FULL und LEHMANN[2] ist beim Strecken der olympischen Hantel bis zu einem Gewicht von 25 kg $K = \frac{E' - L}{a}$ annähernd konstant bei 42,5 und steigt erst beim Gewicht von 30,25 kg (Tabelle 37).

Tabelle 37.

Gewicht kg	E'-Calorien für einmaliges Heben und Senken	E' – L	$\frac{E' - L}{a}$
0	294	—	—
7	591	297	42,4
16	999	705	44,0
21	1192	898	42,7
25,25	1364	1070	42,4
30,25	1780	1480	49,1
35,25	2128	1834	52,0

(Entnommen Pflügers Arch. **201**, 615.)

An 2 Vpn. ist das Verhalten von K beim Gewichtheben und Hantelstoßen verglichen in Abb. 225, S. 569 (nach FULL und LEHMANN[1], entnommen ATZLER[2]); über den größten Teil der Strecke verlaufen die Kurven linear als Zeichen der Konstanz von K; die nach oben konkave Krümmung bei großen Belastungen entspricht der Vergrößerung von K durch Veränderung der Leerbewegung beim Hinzutreten von Hilfsmuskulatur. Die Neigung des linearen Teiles drückt die Größe von K aus.

Die Fehler der Bestimmung der Leerarbeit für die Berechnung von K ließen sich wohl durch Bestimmung von K als Differentialquotient umgehen. K bezeichnet ja nur den Proportionalitätsfaktor zwischen dem Anstieg des Energieverbrauchs und der Arbeitsgröße.

Der Wirkungsgrad nach Abzug der Leerarbeit ist ein Ausdruck für die Ökonomie, „mit der die *entsprechenden* Muskelgruppen eine gewisse Arbeit unter den vorhandenen Arbeitsbedingungen ausführen" (HANSEN[3]). Einen Ausdruck für den Wirkungsgrad der Muskelmaschine als solcher stellt dieser „Wirkungsgrad der Muskelsynergien" (abgesehen von den methodischen Einwänden) schon deshalb nicht dar, weil das mechanische Äquivalent der Leerarbeit, das oft schwer, bisweilen gar nicht zu erfassen ist, nicht in die Rechnung eingeht. Von LINDHARD und HANSEN[4] ist eine Methode zur Berechnung des *mechanischen Äquivalents der Leerarbeit* angegeben, jedoch fußt diese darauf, daß für die Leerarbeit und die Arbeit unter Belastung derselbe Wirkungsgrad angenommen wird. Es wird weiter unten gezeigt, daß diese Voraussetzung nicht zutrifft. Gegen die Annahme, daß von dem Wirkungsgrad der Muskelsynergien tatsächlich auf den Wirkungsgrad der Muskelmaschine als solcher zu schließen ist, sprechen

[1] FULL u. LEHMANN: Pflügers Arch. **201**, 615 (1923).
[2] ATZLER: Arbeitsphysiologie. Jber. Physiol. **1924**, 259.
[3] HANSEN: Zitiert auf S. 814.
[4] LINDHARD u. HANSEN: J. of Physiol. **57**, 287; **58**, 314 (1923/24).

Bedenken, die sich auf das Resultat der Fennschen Versuche gründen. Fenn[1] fand, daß der isolierte isotonisch arbeitende Muskel unter einem sehr beträchtlichen „Leerlauf" arbeitet, so daß die Steigerung der Wärmebildung bei um etwa 300% zunehmender Arbeitsleistung nur um etwa 3% zunimmt. Es kommt also auch bei maximaler isotonischer Arbeitsleistung des einzelnen Muskels der größte Teil der Wärmebildung auf Rechnung des Leerlaufs. Beim Menschen liegt nun das Verhalten des Energieumsatzes bei zunehmender Arbeitsleistung grundsätzlich anders, indem der Umsatz entsprechend der zunehmenden Arbeitsgröße ansteigt (s. die schönen Kurven von Full und Lehmann[2], Abb. 225, S. 569). Dieser grundsätzliche Unterschied beruht nun wohl darauf, daß beim isolierten Muskel durch den Induktionsstoß sämtliche Fasern zugleich gereizt werden, während beim ganzen Tier oder Menschen die Anzahl der vom Zentralnervensystem innervierten Fibrillen mit zunehmender Belastung wächst. Dann wäre die Johannssonsche Regel aber nur ein Ausdruck eines nervösen Koordinationsmechanismus.

Es muß demnach angenommen werden, daß sich mit der Belastung der Wert des Leerlaufs ändert; ziehen wir demnach den bei Belastung 0 gefundenen Leerlaufswert ab, so bekommen wir einen zu niedrigen Wirkungsgrad der Muskelsynergien.

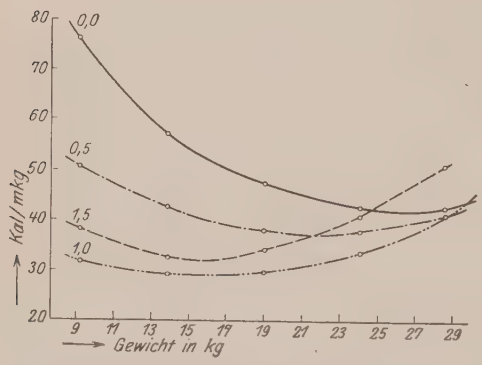


Abb. 288. Verbrauch pro Arbeitseinheit bei wachsender Belastung. Gewichtheben bei 0,05, 1,0 und 1,5 m Ausgangshöhe. (Aus Atzler, Herbst, Lehmann und Müller.)

Praktisch müssen sich die von Fenn[1] erhaltenen Ergebnisse darin äußern, daß bei zunehmender Belastung der Wirkungsgrad rapid zunimmt. Infolge des nervösen Koordinationsmechanismus wird diese Gesetzmäßigkeit am ganzen Organismus aber weit weniger ausgesprochen sein. In der Tat geht nun aus den zahlreichen Kurven von Atzler, Lehmann, Herbst und Müller[3], die bei einer Reihe von Arbeitselementen die Abhängigkeit des Energieverbrauchs pro Arbeitseinheit (nach Abzug des Ruheverbrauchs) bei wachsender Belastung maßen, diese Gesetzmäßigkeit auf das deutlichste hervor; fast stets kommt es bei wachsender Belastung zu einem ausgesprochenen Minimum des Energieverbrauchs pro Arbeitseinheit (vgl. Abb. 288, entnommen Atzler, Lehmann, Herbst und Müller[3]). Das Ansteigen des Kraftverbrauchs jenseits des Minimums beruht auf Hinzuziehung von Hilfsmuskulatur; das flachere Absinken als in den Fennschen Versuchen muß dann derart erklärt werden, daß bei Fenn[1] von vornherein der Maximalwert des Leerlaufs auch bei Belastung 0 erreicht wird, während am ganzen Menschen der Leerlaufswert bei wachsender Belastung noch zunimmt. Gelänge es, bei Belastung 0 maximal zu innervieren, so würde nach Fenn[2] der Energieverbrauch ungefähr gleich hoch bei verschiedenen Arbeitsleistungen sein, dementsprechend bei zunehmender Belastung der Wirkungsgrad rapid steigen. In der Tat scheint es nach bisher unveröffentlichten Versuchen von Okunewa (persönliche Mitteilung) auch am ganzen Organismus derartige Arbeitstypen zu geben. So fand Okunewa, daß beim doppelarmigen Tragen von Lasten auf einer Tragbahre der absolute Energieverbrauch bei

[1] Fenn: J. of Physiol. **58**, 135 u. 343 (1923/24).
[2] Full u. Lehmann: Zitiert auf S. 819.
[3] Atzler, Lehmann, Herbst u. Müller: Pflügers Arch. **208**, 184 (1925).

Belastungen von 10 bis zu 50 kg innerhalb der methodischen Fehlergrenze gleich hoch blieb. Praktisch läuft die von ATZLER und seinen Mitarbeitern gegebene Erklärung: „Bei zunehmender Belastung verteilt sich der Energieverbrauch der Leerbewegung auf eine größere Arbeitsleistung", auf das gleiche wie die Erklärung nach FENN hinaus.

Besonders deutlich geht der Einfluß der von FENN gefundenen Gesetzmäßigkeit aus den Resultaten von HANSEN hervor, der direkt den Anteil des Verbrauchs für die Leerarbeit am gesamten Arbeitsverbrauch berechnete und fand, daß bei wachsender Belastung der Anteil für die Leerarbeit einem Minimum zustrebt (vgl. Abb. 289, entnommen HANSEN[1]).

Die Fehler der Berechnung der Leerarbeit bei Bestimmung des Energieverbrauchs bei Belastung 0 werden vermieden, wenn man nach BENEDICT und CATHCART[2] den Wirkungsgrad der Muskelsynergien nach folgender Formel berechnet:

$$\eta = \frac{A_2 - A_1}{Q_2 - Q_1}.$$

A_2 und A_1 bzw. Q_2 und Q_1 sind verschiedene Arbeitsgrößen bzw. verschieden hoher Energieverbrauch bei gleichartigen Arbeitstypen mit verschiedener Belastung. Tatsächlich kann sich der Wert der „Leerlaufsarbeit", wenn man sehr benachbarte Belastungen wählt, nur wenig ändern, jedoch fallen gerade bei Untersuchungen sehr naheliegender Belastungswerte die natürlichen Fehlerquellen der Versuchsmethodik um so mehr ins Gewicht, so daß nach HANSEN unter Umständen eine Vergrößerung des Energieumsatzes um 2% einer Vergrößerung des Leerlaufsanteils um 100% gleichkommt. Bei größeren Differenzen der Belastung treten wieder, wenn auch vielleicht in vermindertem Maße, die Veränderungen des Bewegungsablaufs und des theoretischen Leerlaufswertes stärker hervor. Am besten wird man durch Bestimmung mehrerer nicht zu weit auseinanderliegender Belastungswerte zu einem Durchschnittswert des Leerlaufs zu kommen suchen. Man darf allerdings dann nicht annehmen, daß der gefundene Betrag dem Energieaufwand für die Leer*bewegung* entspricht, es ist vielmehr die Energiedifferenz für die Haltearbeit mit einbegriffen. Der theoretische Anteil des Leerlaufs, wie man ihn auf Grund der FENNschen Versuche sich vorstellen muß, wird auch hierbei nicht erfaßt.

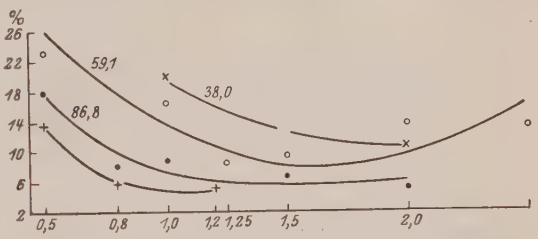


Abb. 289. Abszisse = Belastung (kg); Ordinate; e_x in Prozent von e_a, e_x Energieverbrauch für die Leerarbeit, e_a Energieverbrauch für die Gesamtarbeit. Die eingeschriebenen Zahlen bedeuten die Umdrehungsgeschwindigkeiten (Umdrehungen pro Minute).

HANSEN gestaltete die von BENEDICT und CATHCART[2] angegebene Methode zur direkten Berechnung des Anteils der Leerarbeit (x_1) aus; bezeichnet x_1 die „Extraarbeit", n die Zahl der Umdrehungen (Fahrradergometer), E_1 und E_2 den O_2-Verbrauch bei den äußeren Arbeitsleistungen a_1 und a_2, so ist

$$\frac{n(a_1 + x_1)}{2{,}060 \cdot E_1} = \frac{n(a_2 + x_1)}{2{,}060 \cdot E_2},$$

wobei 2,06 das mechanische Äquivalent eines Kubikzentimeters O_2 bedeutet. Hierbei wird angenommen, daß die „Extraarbeit" mit dem gleichen Wirkungsgrad wie die technische Arbeit vor sich geht.

---

[1] HANSEN: Untersuchungen über den mechanischen Wirkungsgrad. Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.) **1927**, 101, Abb. 12; Arbeitsleistung: Fahrradergometer.

[2] BENEDICT u. CATHCART: Muscul. Work. Carn. inst. publ. Washington 1913.

Der Energieverbrauch pro Pedalumdrehung für die „Extraarbeit" ist nach HANSEN

$$e_x = \frac{E}{n} - \frac{a \cdot 100}{N \cdot 2{,}06};$$

wobei N den Wirkungsgrad bezeichnet. Durch Einsatz von verschiedenen Werten für N ergibt sich der Anteil des Verbrauchs für die „Extraarbeit" bei den verschiedenen Wirkungsgraden. In Abb. 290 ist der zu dem jeweiligen Wirkungsgrad gehörige Prozentanteil von e_x am Gesamtarbeitsverbrauch für die Geschwindigkeit 59 Umdr./min angegeben; er sinkt mit steigendem Wirkungsgrad (Abb. 290: Abszisse: Wirkungsgrad [Prozent], Ordinate: Belastung [kg]).

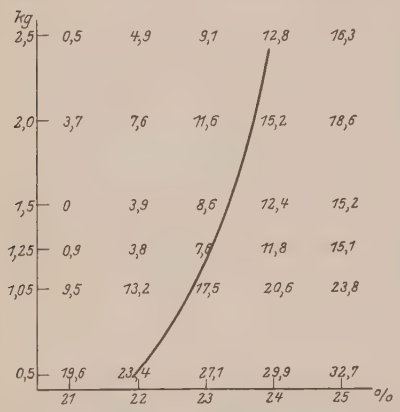


Abb. 290. Sinken des Anteils der Leerarbeit am Gesamtarbeitsverbrauch (in Prozenten ausgedrückt) mit steigendem Wirkungsgrad (Abszisse). (Aus HANSEN.)

Nach HANSEN[1] ist auch die Geschwindigkeit von Einfluß auf den Anteil der „Extraarbeit" am Gesamtverbrauch: bei zunehmender Geschwindigkeit nimmt der Energieaufwand für die Extraarbeit linear ab (vgl. Abb. 291). (Abszisse: Geschwindigkeit [Pedalumdrehungen/min], Ordinate e_x in Prozent von e_a.)

Den HANSENschen Berechnungen (vgl. Abb. 289—291) liegt die Annahme zugrunde, daß der Wirkungsgrad für die Leerarbeit derselbe sei wie für die äußerlich geleistete Arbeit. HEBESTREIT und Verfasser konnten nachweisen, daß das nicht zutrifft (Versuche bisher unveröffentlicht).

Es wurde der Energieverbrauch beim horizontalen Zuge in verschiedenen Körperstellungen gemessen. Am geeignetsten erwies sich der Vergleich zwischen folgenden zwei Stellungen: stehend mit geschlossenen Füßen und sitzend mit Brustschild. Vergleichende Messung der durch das Brustschild aufgenommenen Kraft und der durch doppelte Differenzierung aus der Weg-Zeit-Kurve des gehobenen Gewichts berechneten ergaben, daß die ganze Kraft vollkommen durch das Brustschild aufgenommen wird, d. h. es wird dem Körper jede Halte- und Bewegungsarbeit abgenommen und reine Armarbeit geleistet. Beim Stehen mit geschlossenen Füßen muß dagegen die Kraft zur Hebung des Gewichts durch Körperbewegungen aufgebracht werden, wobei zur Kraftentfaltung vorwiegend der Körperschwung nach vorn ausgenutzt wird. Auf den komplizierten Bewegungs- und Kraftablauf, wie er sich aus Berechnungen von HEBESTREIT[2] ergibt, soll hier nicht näher eingegangen werden. Die methodische Grundlage bildeten Bewegungsstudien nach GILBRETH[3]. Das Ergebnis der Berechnungen war, daß die vom Körper geleistete Extraarbeit bei allen Gewichten (5—30 kg) beim Stehen mit geschlossenen Füßen etwa 100% der

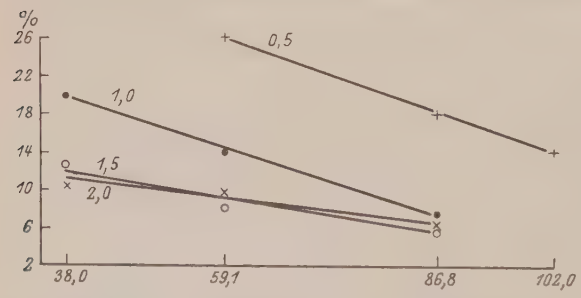


Abb. 291. Abnahme des Energieverbrauchs für die „Extraarbeit" (Leerbewegung) bei zunehmender Geschwindigkeit (Umdrehungen pro Minute, Abszisse). (Aus HANSEN.)

[1] HANSEN: Zitiert auf S. 814.
[2] HEBESTREIT: Erscheint Arb.physiol. **1930**.
[3] GILBRETH: Zitiert auf S. 817.

äußerlich geleisteten Arbeit betrug. Beim Sitzen mit Brustschild spielt dagegen die lediglich in der Armbewegung bestehende Extraarbeit eine ganz untergeordnete Rolle. Während also beim Vergleich vom „Sitzen mit Brustschild" und „stehend geschlossen" die äußerlich geleistete Arbeit beidemal gleich ist, ist die in Wirklichkeit geleistete physikalische Arbeit unter Einbeziehung der Arbeit für die Körperbewegung bei „stehend geschlossen" doppelt so groß wie beim „Sitzen mit Brustschild". Jedoch ist der Energieverbrauch für die äußere Arbeitsleistung (cal/mkg) *nicht* doppelt so hoch beim Stehen wie beim „Sitzen mit Schild"; dieses müßte der Fall sein, wenn der Wirkungsgrad für die äußere Arbeit und die Körperbewegung gleich ist. In Wirklichkeit liegt der Energieaufwand beim Stehen nur etwa um $^1/_3$ höher; man kann daraus schließen, daß die Körperbewegung unter einem erheblich besseren Wirkungsgrad (und zwar um das doppelte und darüber höher) als die äußere Arbeit geleistet wird.

In Wirklichkeit sind die Verhältnisse insofern etwas komplizierter, als ein Fünftel der Armarbeit beim Sitzen beim „Stehen mit geschlossenen Füßen" von der Körperbewegung abgenommen wird. Jedoch wird an der prinzipiellen Tatsache, daß der Wirkungsgrad für die Körperbewegung viel höher liegt als für die äußere Arbeit, nichts geändert.

Wir halten die HANSENschen Untersuchungen jedoch insofern für verwertbar, als die *relativen* Beziehungen des Anteils der Extraarbeit bei verschiedener Belastung richtig sein können, nur wird der *absolute* Anteil des Energieverbrauchs für die Leerbewegung in seinen Kurven zu hoch erhalten. In den Kurven von HANSEN bieten die relativen Beziehungen jedoch das größere Interesse.

3. Teilwirkungsgrade.

ATZLER und seine Mitarbeiter[1] übertrugen auf die physiologische Technik ein Verfahren zur Bestimmung von Teilwirkungsgraden, welches bei Ingenieuren schon längere Zeit üblich ist. SCHREBER[2], dem wir die wertvolle Anregung hierzu verdanken, beschreibt das Verfahren folgendermaßen:

„Wir verfolgen die Energie auf ihrem Wege durch die Maschine und bestimmen überall, wo wir bequem eine Teilung dieses Weges in zwei Strecken vornehmen können, das Verhältnis der durch die Grenze hindurchgehenden Energie zu der an sie herankommenden. Wir nennen es den Wirkungsgrad der Umwandlung an dieser Grenze." Als Energieverluststätten einer Kolbendampfmaschine kommen nach SCHREBER[2] folgende in Frage:

$$\eta_k = \text{Wirkungsgrad des Kessels} = \frac{\text{Wärmeenergie des erzeugten Dampfes}}{\text{chemische Energie des Brennstoffes}},$$

η = theoretischer Wirkungsgrad (Energie auf Grund des zweiten Hauptsatzes),

η_i = indizierter Wirkungsgrad (in der Konstruktion der Maschine ist es begründet, ein wie großer Bruchteil der theoretisch möglichen Arbeit gewonnen wird),

η_m = mechanischer Wirkungsgrad (Energieverlust durch Abwege, Reibung usw.).

Der Gesamtwirkungsgrad η_w stellt sich dann als ein Produkt der Teilwirkungsgrade dar, also $\eta_w = \eta_k \cdot \eta \cdot \eta_i \cdot \eta_m$. Geben wir der Gleichung die allgemeine Form: $\eta_w = \eta_1 \cdot \eta_2 \ldots \eta_n$; beträgt a die erstrebte prozentuale Steigerung, so gilt die Gleichung: $\eta_w \cdot a = [\eta_1 \cdot \eta_2 \ldots \eta_n] \cdot a$; ATZLER und Mitarbeiter[1] ziehen hieraus den praktisch außerordentlich bedeutungsvollen Schluß: „Welcher Teilungsgrad um a% erhöht wird, um der obigen Gleichung zu genügen, ist rein rechnerisch gleichgültig. Praktisch läßt sich aber die gleiche hohe prozentuale Steigerung an den hohen Teilwirkungsgraden nur schwer oder überhaupt nicht erzielen, während ein niedriger Wirkungsgrad noch um ein Vielfaches

---

[1] ATZLER u. Mitarbeiter: Zitiert auf S. 817.
[2] SCHREBER: Zitiert auf S. 814.

seiner Größe vermehrt werden kann." Die arbeitsphysiologische Forschung erstrebt demnach vor allem die Verbesserung der *niedrigen* Teilwirkungsgrade.

Den Energieverlust bei körperlicher Arbeit verteilen Atzler und Mitarbeiter[1] auf 6 Verluststätten, es ist demnach

$$\eta_w = \eta_1 \cdot \eta_2 \cdot \eta_3 \cdot \eta_4 \cdot \eta_5 \cdot \eta_6 .$$

Hierin bedeutet η_w den Nettowirkungsgrad,

$$\text{also} = \frac{\text{Arbeit}}{\text{Gesamtumsatz bei Arbeit} - \text{Ruheumsatz}}$$

η_1 = den theoretischen Wirkungsgrad eines fiktiven contractilen Elements

$$= \frac{\text{die im Muskel entwickelte potentielle Energie}}{\text{die potentielle chemische Energie als Wärme freigemacht}} \text{ nach Hill} = 0{,}5;$$

η_2 entspricht dem Wirkungsgrad, der durch Überwindung des viscösen Widerstandes entsteht und ist nach Atzler auf 0,6 zu veranschlagen, der Wirkungsgrad der Muskelfibrille also $\eta_1 \cdot \eta_2 = 0{,}5 \cdot 0{,}6$;

η_3 entspricht dem Energieverlust bei submaximaler Arbeit durch passive Mitnahme der ruhenden Fibrillen bei der Bewegung der innervierten; bei maximaler Arbeit demnach = 1, bei submaximaler schätzungsweise 0,9;

η_4 entspricht dem Energieverlust durch Reibung, er wird auch auf 0,9 veranschlagt;

η_5 = x entspricht der Verschlechterung durch Stabilisierungs- und Balancierarbeit;

η_6 = y entspricht der Verschlechterung durch Mitbewegung körpereigener Last.

Die Wirkungsgrade $\eta_1 - \eta_4$ werden als Konstanten behandelt. Für η_6 besitzen wir nach Atzler in dem Energieverbrauch für die Leerbewegung einen Anhaltspunkt. Nach Abzug der Leerbewegung erhalten wir den „Wirkungsgrad der Muskelsynergien" als

$$\eta'_w = \eta_1 \cdot \eta_2 \cdot \eta_3 \cdot \eta_4 \cdot x ,$$

demnach ist auch x zu berechnen. Es ergibt sich hieraus die bedeutungsvolle Tatsache, daß wir die in arbeitsphysiologischer Hinsicht besonders wichtigen Teilwirkungsgrade η_5 und η_6 einzeln berechnen und auch einzeln angeben können.

Es ist möglich, daß das Gesamtprodukt der Wirkungsgrade $\eta - \eta_4$ etwas zu niedrig erhalten wird, da man hierbei die hohen Wirkungsgrade für die Körperbewegung nicht erklären könnte. Jedoch spielt diese Frage für die praktische Brauchbarkeit der Methode keine wesentliche Rolle.

Gegen die Berechnung der Teilwirkungsgrade nach Atzler macht Hansen Einwände. Der auf die Leerbewegung kommende Energiebetrag umfaßt bereits einen Anteil der Stabilisierungsarbeit, der bei der Bestimmung von η_5 nicht in Rechnung gesetzt wird; η_5 wird deshalb nach Ansicht von Hansen zu klein erhalten. Jedoch irrt Hansen hierin scheinbar; da der Wirkungsgrad dem Energieverlust reziprok ist, könnte η_5, wenn bei Atzler der Energiebetrag für die Leerbewegung zu hoch und für die Stabilisierungsarbeit zu gering erhalten wird, nur zu hoch bestimmt werden.

Die Einwände, die sich theoretisch machen lassen, bestehen in der Schwierigkeit der exakten Erfassung des Energieverbrauchs für die Leerarbeit. Diese Schwierigkeiten sind bereits auf S. 818 behandelt worden. Es ist klar, daß bei falscher Bestimmung von η_6 auch η_5 nicht richtig erhalten werden kann.

In den Fällen, in denen bei Nachahmung der Bewegung bei Belastung 0 die statische Beanspruchung relativ stärker ist als bei Ausführung mit Belastung (z. B. beim horizontalen Zug, wahrscheinlich auch beim Kurbeln), wird der Betrag für die Körperbewegung zu hoch und η_6 damit zu niedrig erhalten bzw. η_5 zu hoch. Daß die statische Beanspruchung bei Belastung 0 der statischen Beanspruchung bei Belastung vollkommen proportional geht, dürfte wohl nur ausnahmsweise zutreffen.

[1] Atzler u. Mitarbeiter: Zitiert auf S. 817.

Bestimmt man wiederum die „Leerbewegung" durch die Differenz zweier benachbarter Belastungen, so wird eine komplexe Größe bestimmt. Diese Schwierigkeiten kann man vermeiden durch direkte Messung und Berechnung der Leerbewegung; allerdings geht dabei die bestechende Einfachheit des Verfahrens von ATZLER verloren, auch dürfte diese Methode nicht für alle Arbeitstypen anwendbar sein.

Es bleibt zu untersuchen, wieweit das ATZLERsche Verfahren sich trotz der theoretischen Einwände praktisch bewährt. Tatsächlich ergibt sich nun in den Versuchen von ATZLER und Mitarbeitern besonders beim Gewichtheben in verschiedenen Stellungen, aber auch bei anderen Arbeitstypen, eine gute Korrelation zwischen der Höhe von η_5 und dem statischen Anteil der Arbeit, wie er sich aus dem Arbeitstyp abschätzen läßt. Das Verfahren von ATZLER scheint also eine wertvolle Bereicherung der arbeitsphysiologischen Methodik darzustellen.

Auf Grund der erhaltenen Werte für η_5 und η_6 wird man also in Zukunft jedenfalls einen angenäherten Anhaltspunkt für die Beteiligung der Bewegungs- und der statischen Komponente erhalten. Es sei hier auf die auf S. 777 angegebene indirekte Bestimmung der statischen Komponente hingewiesen, sie beruht auf dem Vergleich der Restitutionsgeschwindigkeit während und nach beendeter Arbeit. Vergleichende Untersuchungen mit beiden Methoden, vielleicht noch unter direkter mechanischer Bestimmung der Leerbewegung, dürften von Interesse sein.

4. Abhängigkeit des Wirkungsgrades von äußeren und inneren Faktoren.

Untersuchungen über Veränderungen des Wirkungsgrades der Muskelarbeit durch Veränderung des äußeren Milieus existieren nur wenig, am meisten ist der Einfluß des *Höhenklimas* untersucht worden; von sämtlichen zahlreichen Untersuchern wird eine Verminderung des Wirkungsgrades zu Anfang des Hochgebirgsaufenthaltes festgestellt (DURIG, ZUNTZ, LOEWY, DOUGLAS, SCHNEIDER, VIALE, HERXHEIMER u. a.). Bei längerem Aufenthalt tritt wieder eine Verbesserung des Wirkungsgrades als Ausdruck der Akklimatisation ein. Die Erscheinungen gehen wahrscheinlich mit den Veränderungen des Restitutionsvermögens und der Sauerstoffausnutzung Hand in Hand.

Eine Verschlechterung des Wirkungsgrades tritt vor allem bei *Ermüdung* ein; der Grund liegt, ebenso wie bei der Verschlechterung des Wirkungsgrades bei Belastung über das Belastungsoptimum hinaus, in dem Hinzutreten von Hilfsmuskelgruppen an Stelle der ermüdeten (Sinken von η_6). Dieses Moment drückt sich in einer Veränderung des Bewegungsablaufes aus, wie es sehr schön in den von ATZLER und Mitarbeitern aufgenommenen Filmen zum Ausdruck kommt. Jedoch spielt vielleicht hier auch noch der Faktor mit, daß zu den ermüdeten Muskeln verstärkte nervöse Impulse gesandt werden, die durch vermehrten Erregungsumsatz, d. h. Verschlechterung des Wirkungsgrades (denn der Arbeitseffekt bleibt ja günstigenfalls gleich), die Aufrechterhaltung der Arbeitsleistung zu erzwingen suchen. Das Gefühl der subjektiven Anstrengung beruht wahrscheinlich auf der Verstärkung der nervösen Impulse. Nach Untersuchungen von HERBST und NEBULONI[1] steigt bei fortgesetzter Arbeit der O_2-Verbrauch als Ausdruck der Heranziehung von Hilfsmuskeln natürlicherweise um so rascher an, je höher die Arbeitsleistung/min (bei Variation der Belastung) ist. Die Form des Anstiegs ist jedoch bei leichter wie schwerer Arbeit die gleiche; hieraus wird geschlossen, daß bei leichter wie schwerer Arbeit die Hilfsmuskeln

[1] HERBST u. NEBULONI: Z. exper. Med. **57**, 450 (1927).

in gleicher Weise in Aktion gesetzt werden. Auf die Versuche von HORIUCHI[1], der die Abhängigkeit dieses Ermüdungseffektes von der Blutversorgung des Gehirns untersuchte, sei auch an dieser Stelle hingewiesen. WALLER[2] findet den Energieverbrauch bei industrieller Beschäftigung am größten bei schlecht genährten und erschöpften Individuen; allerdings handelt es sich hier um Durchschnittswerte, die zudem lediglich durch CO_2-Bestimmung gewonnen wurden.

Tabelle 38.

Arbeit	Optimaler Wirkungsgrad in % „Nettowirkungsgrad"	Autor
Gewichtheben	8,4	ATZLER, LEHMANN, HERBST, MÜLLER
Gewichtheben	14,0	HANRIOT und RICHET (nach Abzug der Leerbewegung)
Feilen	9,4	AMAR[3]
Hantelstoßen	10,0	FULL und LEHMANN
Horizontaler Stoß	14,0	LEHMANN
Horizontale Vorwärts- und Rückwärtsbewegung (Arm am Schwungradergometer)	23,0	CATHCART, RICHARDSON u. CAMPBELL
Kurbeln	18,0	SPECK
Kurbeln	22,0	ATZLER und Mitarbeiter[4]
Kurbeln	18,0	LINDHARD[4]
Radfahren	21,6	BENEDICT und CARPENTER[4]
Radfahren	30,0	BENEDICT und CATHCART (nach Abzug des Leerlaufs)
Radfahren	28,0	CAMPBELL, DOUGLAS und HOBSON
Radfahren	27,0	HANSEN
Schwungradergometer . .	26,0	HILL
Schwimmen	3,0	LINDHARD[5], LILJESTRAND und STENSTRÖM
Rudern	25,0	HENDERSON und HAGGARD[6]
Gehen	23,0	BENEDICT und MURSCHHAUER[7]
Steigen	34,3	ZUNTZ und LEHMANN, ZUNTZ und SCHUMBURG
Steigen	22,0	DURIG und ZUNTZ
Steigen	23,1	BREZINA und REICHEL (Bruttowirkungsgrad)
Schieben	26,8	ATZLER und HERBST[8]
Ziehen	24,0	ATZLER und HERBST[8]
Ziehen (Hund und Pferd)	29—33	ZUNTZ

[1] HORIUCHI: Arb.physiol. **1**, 75 (1928).

[2] WALLER: J. of Physiol. **54**, 62 (1921).

[3] Die Arbeitsgröße beim Feilen bestimmte AMAR dadurch, daß in die Feile starke Federn eingebaut wurden, die den in horizontaler und vertikaler Richtung ausgeübten Druck registrierten. Auf diese Weise konnten Kraft-Weg- und Weg-Zeit-Diagramme erhalten werden.

[4] Arbeitsgröße als Reibung am KROGHschen Fahrradergometer bestimmt.

[5] Es wurde die Kraft bestimmt, die erforderlich ist, um die Vp. mit der beim Schwimmen eingehaltenen Geschwindigkeit mittels einer Schnur, in die eine Federwaage eingeschaltet war, durch das Wasser zu ziehen. Die Arbeit kann dann berechnet werden als Produkt der Kraft und der Weglänge; allerdings entgeht der Kraftaufwand für die Bewegung der angrenzenden Wasserteile beim Schwimmen der Berechnung.

[6] Bestimmung der Arbeitsgröße analog Anmerkung 3; die Bewegung der angrenzenden Wasserteile ist als Schätzungswert von 25% der bestimmten Arbeitsleistung in Rechnung gesetzt.

[7] Berechnung der Arbeitsleistung als Produkt des Körpergewichts und der Summe der einzelnen Hebungen des Schwerpunktes.

[8] Arbeit bestimmt durch Kraft-Weg und Weg-Zeit-Diagramme (Einschaltung von Federn und Registrierung des Druckes).

Versuche über die Veränderung des Wirkungsgrades bei verschiedenen Erkrankungen sind in den letzten Jahren in größerer Anzahl erfolgt; vor allem scheint der Wirkungsgrad bei Herzinsuffizienz und bei schwereren Basedowfällen herabgesetzt zu sein (EPPINGER, KISCH und SCHWARZ[1]; KISCH[2]; HERXHEIMER[3]; HERBST[4]). Es sei hier auf den Beitrag „Arbeitsphysiologie" hingewiesen.

5. Energieverbrauch bei einzelnen Berufen.

Die Schwankungen des Wirkungsgrades verschiedener Arbeitstypen und sogar bei ein und demselben Arbeitselement können, wie besonders deutlich aus dem großen Material von ATZLER und seinen Mitarbeitern hervorgeht, außerordentlich groß sein; z. B. bei der Arbeit des Gewichthebens zwischen 0,031 und 0,08; den optimalen Wirkungsgrad bei einer Reihe von Arbeitselementen zeigt Tabelle 38, S. 826. Bestimmungen des Energieverbrauchs bei bestimmten Berufen können deshalb auch nur, zumal die individuellen Schwankungen hinzukommen, einen angenäherten Durchschnittswert ergeben. Die Werte sind wichtig zur Beurteilung der Aufstellung von Kostmaßen, jedoch muß auch hier der angenäherte Charakter dieser Werte berücksichtigt werden.

Die Mehrzahl derartiger Bestimmungen ist von nordischen und amerikanischen Forschern ausgeführt worden; besonders die Respirationskammer in Helsingfors (über 100 m³ Inhalt), die den gleichzeitigen Aufenthalt mehrerer Vpn. gestattet, erwies sich für derartige Bestimmungen sehr geeignet. Auch heute werden derartige, seinerzeit von JOHANNSSON und TIGERSTEDT inaugurierte Versuche systematisch fortgesetzt und gern auf alle irgendwie im Augenblick besonders interessierenden Betätigungsarten ausgedehnt; so ist neuerdings in Helsingfors auch der Energieverbrauch beim Ping-Pong-Spiel und bei den modernen Schrittänzen einer Untersuchung unterzogen worden. Da sich aus diesen Untersuchungen wenig allgemein physiologische Anregungen ergeben, begnügen wir uns mit einer nach Tabellen von ATZLER[5] und von TIGERSTEDT[6] zusammengestellten Übersichtstabelle 39 und 40 betreffend den Energieverbrauch bei einigen Berufen und Beschäftigungsarten. Es sei auch auf die Übersichtstabelle von RUBNER[7] hingewiesen. Diese Tabellen sind gewonnen auf Grund von Untersuchungen von TIGERSTEDT, WOLPERT, HÄMALEINEN, KORAEN, BENEDICT u. a.

Tabelle 39.

Beruf	Calorien/Stunde (nach Abzug des Ruheumsatzes)	Beruf	Calorien/Stunde (nach Abzug des Ruheumsatzes)
Schneider	45,0	Maler	143—146
Schreiber	49,1	Schreiner	116—164
Lithograph (sitzend)	52,7	Holzsäger	370—406
Zeichner (stehend)	73,1	Handnäherin	4— 33,4
Buchbinder	81,5	Maschinennäherin	24— 49,6
Mechaniker	92,3	Aufwartefrau	81—157
Schuhmacher	77—122	Waschfrau	124—214
Metallarbeiter	137—145		

Tabelle 40.

Beschäftigung	Zunahme gegenüber dem Ruheumsatz in %
Stilles Lesen mit Tischstütze	28,9
Stilles Lesen ohne Tischstütze	42,2
Lautes Lesen mit Tischstütze	47,8
Maschinenrechnen	63,3
Physiologische Versuche am Froschschenkel	70,0
Physiologische Versuche am Froschschenkel	95,6

[1] EPPINGER, KISCH u. SCHWARZ: Zitiert auf S. 738.
[2] KISCH: Klin. Wschr. **1926**, 697.
[3] HERXHEIMER: Z. klin. Med. **110**, (1929).
[4] HERBST: Dtsch. Arch. klin. Med. **162**, 130 (1928).
[5] ATZLER: Zitiert auf S. 738. [6] TIGERSTEDT: Zitiert auf S. 738.
[7] RUBNER: Dies. Handb. Bd. 5.

Energieverbrauch bei geistiger Arbeit.

Der Energieverbrauch bei geistiger Beschäftigung ist gering; Speck[1] findet keinen wesentlichen Einfluß von geistiger Arbeit auf die Höhe des Umsatzes (Steigerungen von 8—10%); dieser Befund wurde von Loewy und Johannsson[2] und von Benedict und Carpenter[3] bestätigt. Auch Kestner und Knipping wie Ilzhöfer finden nur geringe Erhöhungen, etwas stärkere Chlopin, Wolschinsky und Jakowenko[4] (Steigerungen des O_2-Verbrauchs bis 18,6% beim Lösen mathematischer Aufgaben). Die Ventilations- und damit die CO_2-Ausscheidung scheint meist etwas mehr gesteigert zu sein. Nach Knipping[5] findet die Mehrausscheidung der CO_2 bei verminderter Atmung statt; jedoch erfolgten seine Untersuchungen an geschlossenem System (Benedict-Apparat), an welchem die Bestimmung der Ventilationsgröße nicht einwandfrei ist.

Jedenfalls ist die Höhe des Energieverbrauchs kein Maßstab für die Beanspruchung des Organismus durch geistige Arbeit. Aus den Versuchen von Winterstein[6] am isolierten Froschrückenmark geht aber hervor, daß oxydative Prozesse, die nur als Ausdruck einer Tätigkeit angesprochen werden können (durch elektrische Reizung gesteigert, durch Narkose gehemmt), für die Funktion des Zentralnervensystems charakteristisch sind. Es finden während geistiger Tätigkeit wahrscheinlich auf engem Raum sehr lebhafte Oxydationen statt die aber im Gesamtverbrauch des Organismus zurücktreten.

6. Statische Arbeit; Tonus.

Bei statischer Arbeit steht der Eintritt der Ermüdung in einem Mißverhältnis zu der Steigerung des Energieverbrauchs. So beträgt nach Werten von Atzler und Mitarbeitern bei doppelarmigem Halten eines Gewichtes von 6000 g die maximale Dauer der Arbeitsleistung nur 1 Minute, entsprechend einer Umsatzsteigerung von 228%, während bei Bewegungsarbeit Arbeitstypen von mehr als 1000% Umsatzsteigerung wesentlich längere Zeit ausgehalten werden können. Da die Zahl der innervierten Fibrillen und damit die Höhe des Umsatzes mit der Belastung wächst, ist auch bei Haltearbeit eine Proportionalität zwischen Energieumsatz und Belastung zu erwarten. Ein Optimum braucht hier, auf Grund der Fennschen Versuche, nicht notwendigerweise erwartet zu werden, denn die Versuche von Fenn beziehen sich lediglich auf isotonische Arbeitsleistung; zudem spielt hier vielleicht noch der schwer absehbare Faktor der Sperrung eine Rolle (s. S. 831). Es scheint allerdings nach den Werten von Atzler, Herbst, Lehmann und Müller[7] auch beim Halten von Gewichten zu einem Optimum (Energieverbrauch pro Kilogramm) bei einem Gewicht von 4000 g zu kommen, besonders wenn man die unwahrscheinlichen Werte bei dem Halten eines 8860 g-Gewichtes, bei denen der Arbeitsverbrauch gleich oder sogar geringer ist wie beim Halten eines 6000 g-Gewichts, ausschaltet. Die von Atzler erhaltenen (hier verkürzt wiedergegebenen und für das Gewicht von 8860 g korrigierten) Werte sind in Tabelle 41 zusammengestellt:

Tabelle 41.

Gewicht in den beiden Händen	Dauer der statischen Arbeitsleistung in Minuten	Arbeitsumsatz minus Ruheumsatz im Stehen (Durchschnittswerte)	Anzahl der Versuche	Durchschnittliche Steigerung gegenüber Ruheumsatz in %	Calorien / Gewicht
—	8,0	286	5	23	—
2000	4,0	917	1	70	4,58
4000	1,75	1352	2	91	3,40
6000	1,0	2824	2	228	4,72
8860	0,66	4273 (3477)	4	(286)	4,82

[1] Speck: Berl. klin. Wschr. **1899**, Nr 18.
[2] Loewy u. Johannsson: Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.) **8**, 105 (1898).
[3] Benedict u. Carpenter: Carn. inst. publ. **208** u. **209** (1909).
[4] Chlopin, Wolschinsky u. Jakowenko: Gig. Truda **1927**, 1.
[5] Knipping: Z. Biol. **77**, 165 (1922).
[6] Winterstein: Z. physiol. Chem. **100**, 185 (1917); **101**, 212 (1918); **105**, 1 (1919).
[7] Atzler, Herbst, Lehmann u. Müller: Zitiert auf S. 817.

In diesen Versuchen ist der Umsatz für die Herstellung und Beibehaltung des Kontraktionszustandes mit enthalten. JOHANNSSON und KORAEN[1] beobachteten unter den gleichen Versuchsbedingungen ein proportionales Ansteigen des Gewichts und des Umsatzes, CHAUVEAU und TISSOT[2] BORNSTEIN und POHER[3] bei ausschließlicher Berücksichtigung des Energieverbrauchs für die Beibehaltung des Kontraktionszustandes ein stärkeres Ansteigen des Umsatzes als der Belastung. Aus den Versuchen von G. LEHMANN[4] (s. Abb. 293) geht hervor, daß die bei mittleren Gewichten bestehende Proportionalität bei Überschreitung eines Grenzwertes aufhört, indem von dort an der Umsatz stärker steigt als die Belastung; die Erklärung wäre hier, wie bei Bewegungsarbeit, in dem stärkeren Heranziehen von Hilfsmuskulatur zu suchen. Auch läßt sich beim Halten großer Gewichte Tremor usw. schwer vermeiden.

Die Aufrechterhaltung einer bestimmten Körperstellung kann vorzugsweise als statische Arbeit betrachtet werden. Auch hier ist der Energieverbrauch im Verhältnis zu der durch die Körperstellung bedingten Anstrengung geringfügig. Beim Stehen speziell wies SIMONSON[5] nach, daß die ermüdende Wirkung keinesfalls auf den Umsatz, sondern auf einer durch relative Anämie der Muskeln bedingten Restitutionshemmung und zum Teil auch auf einer durch relative Anämie des Gehirns bedingten Koordinationsstörung beruht. Die Koordinationsstörung wirkt sekundär im Sinne einer Verschlechterung des Wirkungsgrades bei Ausführung einer bestimmten Standardarbeit (Gewichtheben). Je nach Art des Stehens kann der Umsatz sehr verschieden gesteigert sein, bei straffem militärischen Stehen gibt KATZENSTEIN[6] Steigerungswerte von 23%, bei schlaffem Stehen nur von 1,2%, also innerhalb der Fehlergrenze der Methodik an; besonders wertvoll sind die Untersuchungen von LILJESTRAND und STENSTRÖM[7], die beim schlaffen Stehen einen Übungsfaktor feststellten; sie fanden gegenüber dem Sitzen zunächst ein Plus von 11%, später 8,5%, schließlich keine Steigerung mehr. Auch BENEDICT und MURSCHHAUSER[8] fanden gleichen Verbrauch beim Stehen in schlaffer Haltung und Liegen, WILDBURG fand ebenfalls beim Stehen in schlaffer Haltung gegenüber dem Liegen keinen höheren Energieverbrauch. ATZLER und Mitarbeiter finden eine durchschnittliche Steigerung beim Stehen gegenüber dem Liegen von 11,4%, SIMONSON[5] Steigerungen von 0,8—5,76%; bei längerem Stehen steigt der Energieverbrauch etwas an, was auf die erwähnte Koordinationsstörung zurückgeführt werden muß. Beim Sitzen fanden ATZLER und Mitarbeiter eine durchschnittliche Steigerung von 4%, beim Kauern in Hockerstellung mit verschränkten Armen 8,5%, beim Bücken vorwärts mit hängenden Armen 55%.

Beim Stehen tritt, worauf schon hingewiesen wurde, eine beträchtliche Ventilationssteigerung auf, beruhend auf einer durch relative Anämie des Gehirns veranlaßten Erregbarkeitssteigerung des Atemzentrums. Es ließ sich nachweisen, daß der Mehrverbrauch beim Stehen etwas über den auf Rechnung der vermehrten Atemarbeit zu setzenden O_2-Verbrauch hinausging. Es besteht jedoch die sehr auffallende Tatsache, daß in vielen Fällen das schlaffe Stehen keinen meßbaren Mehrverbrauch gegenüber dem Liegen aufweist. Nun wird

---

[1] JOHANNSSON u. KORAEN: Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.) **13**, 229 (1903).
[2] CHAUVEAU u. TISSOT: C. r. Acad. Sci. **123**, 285, 1236 (1896).
[3] BORNSTEIN u. POHER: Pflügers Arch. **95**' 146 (1903).
[4] LEHMANN, G.: Pflügers Arch. **216**, 353 (1927).
[5] SIMONSON: Pflügers Arch. **214**, 403 (1926).
[6] KATZENSTEIN: Pflügers Arch. **41** (1892).
[7] LILJESTRAND u. STENSTRÖM: Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.) **39**, 1 (1920).
[8] BENEDICT u. MURSCHHAUSER: Carn. inst. publ. **231** (1915).

ja beim Stehen wie überhaupt bei statischer Arbeit keine Arbeit im physikalischen Sinne geleistet; ein Mehrverbrauch ist also nach physikalischen Gesetzmäßigkeiten nicht notwendigerweise zu erwarten. Die Haltearbeit besteht in einer Kompensation der Schwerkraft; die Kompensation erfolgt zwar zumeist durch einen energieverbrauchenden Mechanismus, die durch Nervimpulse aufrechterhaltene Kontraktionskraft; doch steht der hypothetischen Annahme anders arbeitender Mechanismen, die natürlich ebenfalls nervös reguliert sein können, nichts im Wege. Die Diskussion über physikalische Eigenschaften derartiger Mechanismen fällt aus dem Rahmen dieser Zusammenstellung; auch die Erörterung der Frage, durch welche nervösen Impulse die derartigen Mechanismen (Tonussubstrat) kontrolliert werden, kann an dieser Stelle nicht erfolgen; es sei auf die Zusammenstellung von Riesser[1] hingewiesen. Uns interessiert hier vor allem der Nachweis von Mechanismen, die statische Arbeit ohne Energieverbrauch zu leisten vermögen. Es sei darauf hingewiesen, daß vom Standpunkt der Physiologie des Muskeltonus aus das Fehlen des Energieverbrauchs nicht das einzige charakteristische Merkmal des tonischen Zustandes ist.

Für den glatten Muskel von Wirbellosen (Muscheln) ist durch Bethe und Parnas[2] das Vorhandensein eines ohne Energieverbrauch funktionierenden Haltemechanismus (Sperrung) nachgewiesen worden. Für den Warmblüter ist der Nachweis eines derartigen Sperrmechanismus schwierig. Zuerst ist an die sehr auffallende Tatsache zu denken, daß bei vielen Erkrankungen des Zentralnervensystems (Parkinson, Katatonie, auch bei Hypnose) die betreffenden Personen in der Lage sind, stundenlang Körperstellungen innezuhalten, die jeden Gesunden in kürzester Zeit ermüden würden. Die subjektive Ermüdung besteht aber in einer Rückwirkung der Stoffwechselvorgänge auf die corticale Sphäre; einen indirekten Beweis hierfür bilden die Versuche von Hill, Long und Lupton[3] mit der Einatmung O_2-reicher Luftgemische (s. S. 761). Es läßt sich also denken, daß die peripheren Vorgänge im Muskel die gleichen sind und nur die Empfindlichkeit gegen die Anhäufung der Ermüdungssubstanzen geändert.

Diese Frage könnte durch Messung des Energieverbrauchs bei derartigen Kranken und Hypnotisierten entschieden werden. Es ist aber zu bedenken, daß schon normalerweise die Steigerungen des Energieverbrauchs bei statischer Arbeit verhältnismäßig gering sind; diese Fragestellung läuft aber auf den Nachweis hinaus, daß bei den betreffenden Kranken die statische Arbeit unter noch geringerem Energieverbrauch erfolgt als bei Normalen. Diese Versuchsanordnung stellt demnach an die Genauigkeit große Ansprüche, die gerade hier besonders schwer innezuhalten sind. Immerhin müssen Fehler der Methodik und Versuchsanordnung eher im Sinne einer Stoffwechselsteigerung liegen, so daß negativen Resultaten doch ein gewisser Wert zuerkannt werden muß.

So fand Grafe bei den verschiedensten Tonusanomalien beim Menschen (Spasmen bei Pyramidenerkrankungen, tetanischer Starre ohne Krämpfe, Encephalitis lethargica usw.) überall dort, wo motorische Unruhe vermieden wurde, normale Werte der Verbrennungen; auch bei hypnotischer Starre tritt keine merkliche Stoffwechselsteigerung ein, während bei entsprechend willkürlichen Kontraktionen die Umsatzsteigerung 50% betrug (Grafe und Traumann[4]). Beim Halten größerer Gewichte ist nach Schill[5] dagegen auch bei

[1] Riesser: Dies. Handb. **8** I, 192 (1925).
[2] Bethe: Pflügers Arch. **142**, 294 (1911). — Parnas: Pflügers Arch. **134**, 441 (1910).
[3] Hill, Long u. Lupton: Zitiert auf S. 740.
[4] Grafe u. Traumann: Dtsch. med. Wschr. **1920** Nr 49.
[5] Schill: Z. Neurol. **70**, 202 (1921).

Katatonie der Stoffwechsel gesteigert. GRAFE und SCHÜRER[1] fanden beim Meerschweinchen bei Starre der hinteren Extremitäten durch Injektion von Tetanustoxin keine Steigerung des Umsatzes. GESSLER und HANSEN[2] konnten die GRAFEschen Befunde am Menschen in keiner Weise bestätigen. Auch die Resultate an Tieren sind widerspruchsvoll. Bei Katzen in Enthirnungsstarre fand ROAF[3] keine Stoffwechselsteigerung, während DUSSER DE BARENNE[4] eine solche von 23% angibt, welche in einer Rangordnung mit der beim straffen militärischen Stehen gefundenen liegt. MANSFELD und LUKASCZ[5] finden bei curarisierten Hunden nach Entnervung der hinteren Extremitäten ein deutliches Absinken der Oxydationen bis zu 20%, während NAKAMURA[6] sowohl nach Sympathicus- wie Ischiadicusdurchschneidung keine Änderung des O_2-Verbrauchs der betreffenden Muskeln eintreten sah. Für die Beobachtungen von DUSSER DE BARENNE sprechen auch die Befunde von JANSEN[7], der in der Enthirnungsstarre bei Katzen durch Nervdurchtrennung wie durch Novocainisierung die starren Hinterglieder zur Erschlaffung brachte und ein starkes Absinken des O_2-Verbrauchs der betreffenden Muskeln (im Blut nach BARCROFT bestimmt) feststellte.

Die bisher an Kranken und an Tieren mit Tonusanomalien vorgenommenen Untersuchungen sind demnach so widerspruchsvoll, daß eine Entscheidung, ob auch am Warmblüter ein ohne Energieverbrauch funktionierender Haltemechanismus existiert, nicht gefällt werden kann.

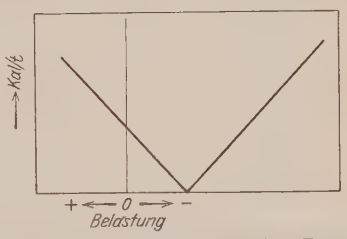


Abb. 292. Theoretischer Verlauf des Energieverbrauchs beim Halten von Gewichten unter der Annahme des Nichtvorhandenseins eines Sperrmechanismus. (Aus G. LEHMANN.)

Von einer anderen Seite faßte G. LEHMANN[8] das Problem an. Er ging von der Annahme aus, daß eine geringere Last fast ausschließlich durch die Sperrung gehalten wird, die einen gewissen absoluten Betrag nicht übersteigt, und daß bei hinzutretender wachsender Belastung der tetanische energieverbrauchende Anteil immer größer wird. Da die Gliedmaßen eine eigene Schwere besitzen, die möglicherweise den absoluten Anteil der Sperrung überschreitet, wurde die Versuchsanordnung derart getroffen, daß das Bein sowohl nach unten wie oben ziehenden Belastungen ausgesetzt wurde, denen gegenüber die horizontale Lage innegehalten werden mußte.

Wenn wir das an der horizontal gehaltenen Extremität nach oben ziehende Gewicht vergrößern, so müssen wir schließlich zu einem Punkt kommen, bei welchem das Gewicht der Extremität ausbalanciert ist; an diesem Punkte müßte der Arbeitsumsatz, wenn ein Sperrmechanismus nicht vorhanden ist, = 0 sein. Bei weiterer Vergrößerung des Gewichtes tritt wieder statische Arbeitsleistung in entgegengesetzter Richtung ein und der Energieumsatz muß wieder ansteigen. Denken wir uns die Kurven der statischen Arbeitsleistung beim Herunterdrücken (als — in Abb. 292) und beim Halten von Gewichten (als + in Abb. 292) in ein Koordinatensystem eingezeichnet (Abscisse: Belastung, Ordinate: Cal/Zeit, Abb. 292[9]), so müssen sich, wenn kein Sperrmechanismus vorhanden ist, die

[1] GRAFE u. SCHÜRER: Dtsch. med. Wschr. **1920** Nr 49.
[2] GESSLER u. HANSEN: Z. Biol. **84**, 391 (1926).
[3] ROAF: Quart. J. exper Physiol. **5**, 31 (1912); **6**, 393 (1913).
[4] DUSSER DE BARENNE: J. of Physiol. **59**. 17 (1924).
[5] MANSFELD u. LUKASCZ: Pflügers Arch. **161**, 167 (1915).
[6] NAKAMURA: Biochem. Z. **165**, 203 (1925).
[7] JANSEN: Arch. f. exper. Path. **114**, 31 (1926).
[8] LEHMANN: Pflügers Arch. **216**, (1927).
[9] Entnommen: LEHMANN, G.: Pflügers Arch. **216**, Abb. 2, 355 (1927).

beiden Kurven in einem Punkte, welcher dem Zustand des Gleichgewichts entspricht, schneiden. Schneiden die beiden Kurven die Abszisse dagegen in zwei Punkten, so folgt hieraus das Vorhandensein einer Sperrung, deren absolute Größe aus den Abständen der beiden Punkte auf der Abszisse berechnet werden kann. G. LEHMANN fand nun, daß tatsächlich die Abszisse in zwei Punkten geschnitten wird (s. Abb. 293[1]); es wird die statische Arbeit beim Halten des Beines derart geleistet, als ob eine Last von 2 kg am Hebelarm von 82 cm ohne Energieverbrauch gehalten würde. Die Größe der absoluten Sperrung berechnet LEHMANN zu 8% der absoluten Muskelkraft, also zu 0,48 kg.

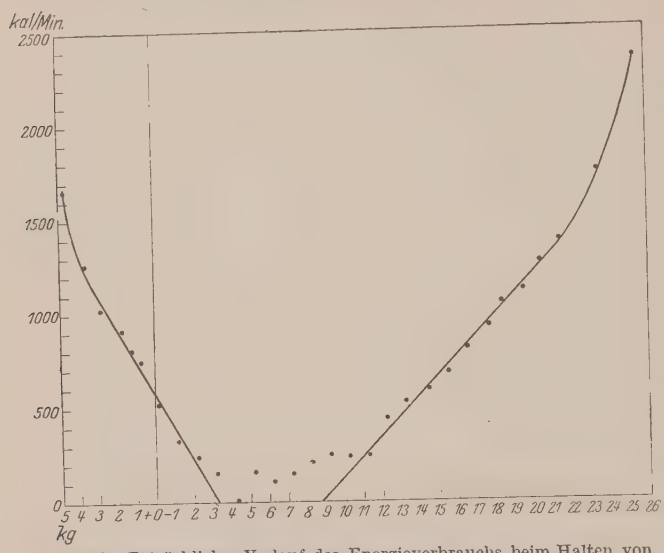


Abb. 293. Tatsächlicher Verlauf des Energieverbrauchs beim Halten von Gewichten bei variierender Belastung. (Aus G. LEHMANN.)

Gegen die Versuche von LEHMANN machte WACHHOLDER Einwände. Tatsächlich ist auch bei Ausbalancierung des Beins der Calorienverbrauch stets, wenn auch wenig, erhöht: außerdem besteht dafür kein Anhaltspunkt, daß bei statischer Arbeit in den betreffenden Kurvenabschnitten (zwischen 3—10 kg) zwischen Energieverbrauch und Belastung eine lineare Proportionalität bestehen muß wie bei den größeren Belastungen, auch wenn man von einer Sperrung absieht. Auf jeden Fall spielt praktisch die Sperrung, auch wenn eine solche stattfindet, nach WACHHOLDER (vgl. hierzu Beitrag WACHHOLDER) eine untergeordnete Rolle.

[1] Entnommen: LEHMANN, G.: Pflügers Arch. **216**, Abb. 4, S. 358.

Körperstellung. Experimentell-physiologische Untersuchungen über die einzelnen bei der Körperstellung in Tätigkeit tretenden Reflexe, über ihr Zusammenwirken und ihre Störungen. Von **R. Magnus,** Professor an der Reichsuniversität Utrecht. (Bildet Band VI der „Monographien aus dem Gesamtgebiet der Physiologie der Pflanzen und der Tiere".) Mit 263 Abbildungen. XIII, 740 Seiten. 1924. RM 27.—; gebunden RM 28.50

Die Bedeutung der roten Kerne und des übrigen Mittelhirns für Muskeltonus, Körperstellung und Labyrinthreflexe. Von Dr. **G. G. J. Rademaker,** Utrecht. Ins Deutsche übertragen von Dr. E. Le Blanc, Privatdozent an der Universität Hamburg. (Bildet Band 44 der „Monographien aus dem Gesamtgebiete der Neurologie und Psychiatrie".) Mit 212 Abbildungen. VI, 340 Seiten. 1926. RM 27.—*)

Die Lehre vom Tonus und der Bewegung. Zugleich systematische Untersuchungen zur Klinik, Physiologie, Pathologie und Pathogenese der Paralysis agitans. Von **F. H. Lewy,** Professor an der Universität Berlin. (Bildet Band 34 der „Monographien aus dem Gesamtgebiete der Neurologie und Psychiatrie".) Mit 569 zum Teil farbigen Abbildungen und 8 Tabellen. VII, 673 Seiten. 1923. RM 42.—*)

Der Tonus der Skelettmuskulatur. Von Dr. **E. A. Spiegel,** Privatdozent an der Universität Wien, Assistent am Neurologischen Institut. (Bildet Band 51 der „Monographien aus dem Gesamtgebiete der Neurologie und Psychiatrie".) Zweite, wesentlich vermehrte und veränderte Auflage von „Zur Physiologie und Pathologie des Skelettmuskeltonus". Mit 72 Abbildungen. VI, 203 Seiten. 1927. RM 18.—*)

Die Zentren des autonomen Nervensystems. (Anatomie, Physiologie und topische Diagnostik.) Von Dr. **E. A. Spiegel,** Privatdozent an der Universität Wien, Assistent am Neurologischen Institut. (Bildet Band 54 der „Monographien aus dem Gesamtgebiete der Neurologie und Psychiatrie".) Mit 33 Abbildungen. IV, 174 Seiten. 1928. RM 16.80*)

Die Stammganglien und die extrapyramidal-motorischen Syndrome. Von **F. Lotmar,** Privatdozent an der Universität Bern. (Bildet Band 48 der „Monographien aus dem Gesamtgebiete der Neurologie und Psychiatrie".) VI, 170 Seiten. 1926. RM 13.50*)

Die Lagereflexe des Menschen. Klinische Untersuchungen über Haltungs- und Stellreflexe und verwandte Phänomene. Von Dr. med. **Hans Hoff,** Sekundararzt der Psychiatrisch-Neurologischen Klinik der Universität Wien, und Professor Dr. med. et phil. **Paul Schilder,** Assistent der Psychiatrisch-Neurologischen Klinik der Universität Wien. Mit 20 Abbildungen im Text. IV, 182 Seiten. 1927. RM 12.—

[B] **Die höchste Nerventätigkeit (das Verhalten) von Tieren.** Eine zwanzigjährige Prüfung der objektiven Forschung. Bedingte Reflexe. Sammlung von Artikeln, Berichten, Vorlesungen und Reden. Von Professor Dr. **J. P. Pawlow,** ord. Mitglied der Russischen Akademie der Wissenschaften. Dritte Auflage. Übersetzt von Professor Dr. G. Volborth. Mit 3 Abbildungen im Text. XI, 330 Seiten. 1926. RM 24.—; gebunden RM 26.40

[B] **Die Methodik der Erforschung der bedingten Reflexe.** Von Privatdozent Dr. **N. A. Podkopaew,** Älterer Physiologe der Russischen Akademie der Wissenschaften. Mit einem Geleitwort von Professor **J. P. Pawlow,** ord. Mitglied der Russischen Akademie der Wissenschaften. Übersetzung aus dem Russischen von M. Krich unter der Redaktion von Professor G. V. Volborth. Mit 19 Abbildungen. VII, 64 Seiten. 1926. RM 3.90

[B] **Die Regulationsfunktion des menschlichen Labyrinthes** und die Zusammenhänge mit verwandten Funktionen. Von Dr. med. **M. H. Fischer,** Professor für Physiologie und Anatomie an der landwirtschaftlichen Abteilung Tetschen-Liebwerd der deutschen technischen Hochschule in Prag. (Sonderausgabe aus „Ergebnisse der Physiologie", Band 27.) Mit 50 Abbildungen im Text. IV, 172 Seiten. 1928. RM 14.40

*) *Die Bezieher der „Zeitschrift für die gesamte Neurologie und Psychiatrie" und des „Zentralblattes für die gesamte Neurologie und Psychiatrie" erhalten die „Monographien" mit einem Nachlaß von 10%.*

Die mit [B] bezeichneten Werke sind im Verlage von J. F. Bergmann/München erschienen.

Umwelt und Innenwelt der Tiere. Von Dr. med. h. c. **J. von Uexküll.** Zweite, vermehrte und verbesserte Auflage. Mit 16 Textabbildungen. VI, 224 Seiten. 1921. RM 9.—; gebunden RM 12.—

Der Flug der Tiere. Von Dr. **F. Zschokke,** Professor der Zoologie an der Universität Basel. IV, 110 Seiten. 1919. RM 3.—

Neue Bahnen in der Lehre vom Verhalten der niederen Organismen. Von Dr. **Friedrich Alverdes,** Privatdozent für Zoologie an der Universität Halle. Mit 12 Abbildungen. IV, 64 Seiten. 1922. RM 2.35

Die Zweckmäßigkeit in der Entwicklungsgeschichte. Eine finale Erklärung embryonaler und verwandter Gebilde und Vorgänge. Von **Karl Peter**-Greifswald. Mit 55 Textfiguren. X, 323 Seiten. 1920. RM 10.—

Lehrbuch der Entwicklung des Menschen. Von Dr. **Alfred Fischel,** o. Professor der Embryologie und Vorstand des Embryologischen Instituts der Wiener Universität. Mit 668 zum Teil farbigen Abbildungen. VIII, 822 Seiten. 1929. RM 86.—; gebunden RM 88.80

[B] **Willkürliche Haltung und Bewegung** insbesondere im Lichte elektrophysiologischer Untersuchungen. Von **Kurt Wachholder**-Breslau. (Sonderausgabe aus „Ergebnisse der Physiologie", herausgegeben von L. Asher und K. Spiro, 26. Band.) Mit 55 Abbildungen im Text. 218 Seiten. 1928. RM 18.—

Ergebnisse der sportärztlichen Untersuchungen bei den IX. Olympischen Spielen in Amsterdam 1928. Bearbeitet von A. Bethe und E. Fischer-Frankfurt a. M., C. Bramwell und R. Ellis-Manchester, M. und H. Bürger und P. F. Petersen-Osnabrück, F. Deutsch-Wien, J. Dybowska und W. Dybowski-Lwow, A. Fessard und H. Laugier-Paris, F. Heiss-Berlin, H. Herxheimer-Berlin, S. Hoogerwerf-Leiden, O. Huntemüller-Gießen, W. Kohlrausch-Berlin, R. E. Mark-Würzburg, P. Schenk und K. Craemer-Marburg, J. Snapper und A. Grünbaum-Amsterdam, W. Thörner-Bonn. Herausgegeben von **F. J. J. Buytendijk**-Groningen. Mit 91 Textabbildungen und 1 Titelbild. VII, 230 Seiten. 1929. RM 12.—

Arbeit und Ermüdung. Von Prof. Dr. **E. Atzler**-Berlin, Gewerbemedizinalrat Dr. **H. Betke**-Wiesbaden, Dr. **G. Lehmann**-Berlin, Professor Dr. **E. Sachsenberg**-Dresden nebst Beiträgen von Medizinalrat Dr. L. Ascher-Frankfurt a. M., Dr. Brieger-Marburg a. d. L., Dr. E. Simonson-Frankfurt a. M. (Bildet Beiheft 7 zum „Zentralblatt für Gewerbehygiene und Unfallverhütung", herausgegeben von der Deutschen Gesellschaft für Gewerbehygiene.) Mit 44 Textabbildungen und 9 Tabellen. IV, 91 Seiten. 1927. RM 4.80

Arbeitsphysiologie. Zeitschrift für die Physiologie des Menschen bei Arbeit und Sport. Unter Mitwirkung von F. G. Benedict-Boston, A. Bethe-Frankfurt a. M., A. Durig-Wien, G. Embden-Frankfurt a. M., W. R. Hess-Zürich, L. v. Krehl-Heidelberg, G. Liljestrand-Stockholm, J. Lindhard-Kopenhagen, O. Riesser-Breslau. Herausgegeben von **E. Atzler**-Dortmund und **M. Rubner**-Berlin.

Erscheint in einzeln berechneten Heften, die zu Bänden von etwa 600 bis 700 Seiten Umfang vereinigt werden. Jährlich erscheinen etwa 2 Bände.

Preis des Bandes etwa RM 60.— bis RM 70.—

Die Bezieher von „Pflügers Archiv für die gesamte Physiologie des Menschen und der Tiere" erhalten die „Arbeitsphysiologie" mit einem Nachlaß von 10%.

Das mit [B] bezeichnete Werk ist im Verlage von J. F. Bergmann/München erschienen.

LANE MEDICAL LIBRARY

To avoid fine, this book should be returned on or before the date last stamped below.

SEP -1 1930

JAN 30 1931

JUN 28 1933

F31 Bethe, A. 72052
B56 Handbuch der normalen
v.15 und pathologischen
1.Hälfte Physiologie.
1930

NAME	DATE DUE
Univ. Oregon (Eugene)	SEP -1 1930
Univ. Oregon (Eugene)	SEP 14 1930
	SEP 15 1930
	JAN 31 19
	JUN 4
	JUN 2

E STECHERT & Co
ALFRED HAFNER